Postverlagsort Berlin

PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

J. BONNER-PASADENA, **A. ERNST**-ZÜRICH, **H. v. GUTTENBERG**-ROSTOCK
R. HARDER-GÖTTINGEN, **O. RENNER**-MÜNCHEN, **W. SCHUMACHER**-BONN

HERAUSGEGEBEN VON

W. RUHLAND UNTERDEUFSTETTEN — **L. BRAUNER** MÜNCHEN — **E. BÜNNING** TÜBINGEN

48. BAND, 4. HEFT

MIT 64 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 13. FEBRUAR 1957)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1957

Planta (Berl.)

Preis DM 27.80

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik

Begründet 1925. Band 1—34 (1945) herausgegeben von *W. Ruhland* und *H. Winkler*. (Band 1—21, 1934, als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E). Band 35—47. Herausgegeben von *W. Ruhland* und *O. Renner*.

Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik, steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald wie möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 40.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophotographien u. ä. von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim*, oder an *Professor Dr. Leo Brauner, München 19, Menzingerstr. 67, Botanisches Inst. der Universität.*

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251
und
Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 28—30, Fernsprecher 27901

---

48. Band **Inhaltsverzeichnis** 4. Heft

Follmann, G., Über Kappenplasmolyse und Vacuolenkontraktion. II. Mitteilung. Die Reizplasmolyse mariner Planktondiatomeen. Mit 6 Textabbildungen 393

Koch, W., Der Tagesgang der „Produktivität der Transpiration". Mit 33 Textabbildungen 418

Bünning, E., Über die Urethan-Vergiftung der endogenen Tagesrhythmik. Mit 5 Textabbildungen 453

Bünning, E., und G. Schöne-Schneiderhöhn, Die Bedeutung der Zellkerne im Mechanismus der endogenen Tagesrhythmik. Mit 5 Textabbildungen . 459

Matthaei, H., Vergleichende Untersuchungen des Eiweiß-Haushalts beim Streckungswachstum von Blütenblättern und anderen Organen. Mit 15 Textabbildungen 468

Planta, Bd. 48, S. 393—417 (1957)

Aus dem Botanischen Institut der Technischen Hochschule Braunschweig
und dem Institut für Meeresforschung und Fischereiwesen Split (Jugoslawien)

ÜBER KAPPENPLASMOLYSE UND VACUOLENKONTRAKTION

II. Mitteilung

DIE REIZPLASMOLYSE MARINER PLANKTONDIATOMEEN*

Von

GERHARD FOLLMANN**

Mit 6 Textabbildungen

(Eingegangen am 14. Dezember 1955/20. Oktober 1956)

A. Einleitung

In der I. Mitteilung dieser Reihe* konnten zwischen Kappenplasmolyse, Vacuolenkontraktion, Reizplasmolyse und Synaerese folgende Beziehungen nachgewiesen werden:

„Einige Komponenten des Protoplasten können auf bestimmte Einwirkungen hin ihren Hydratationsgrad verändern: die Vacuole in Richtung auf eine Hydratationsherabsetzung, das Cytoplasma auf eine Hydratationserhöhung. Entweder tritt die Hydratationsherabsetzung der Vacuole allein auf (Synaerese, Reizplasmolyse), oder die Hydratationserhöhung des Cytoplasmas allein (Kappenplasmolyse), oder beide sind so miteinander gekoppelt, daß es zu einer Verschiebung von Hydratationswasser aus der Vacuole in das Cytoplasma kommt (Vacuolenkontraktion, in bestimmten Fällen auch Kappenplasmolyse)". Da es sich ferner in allen vier Fällen um *reversible Reizreaktionen* handelt, verlaufen die Hydratationsveränderungen bei der Wiederherstellung des ursprünglichen Zustandes in umgekehrter Richtung.

* I. Mitteilung. BOGEN, H. J.: Die Wirkung von LiCl und Neutralrot und ihre Abhängigkeit von der Konzentration und dem osmotischen Wert. Planta (Berl.) **39**, 1 (1951).

** Der Verfasser möchte auch an dieser Stelle nicht versäumen, seinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. H. J. BOGEN (Braunschweig) für fruchtbringende Ratschläge und stetes Interesse verbindlichst zu danken. Außerdem gilt sein Dank Herrn Direktor Dr. M. BULJAN (Split) für bereitwillige Überlassung zweier Arbeitsplätze am Institut für Meeresforschung und Fischereiwesen der Föderativen Volksrepublik Jugoslawien, Fräulein cand. rer. nat. I. A. SCHRAG (Bremen) für unermüdliche Hilfe bei den Versuchen und ihrer Auswertung, Herrn Direktor H. SCHULZ (Kassel) für die Erlaubnis zur Benutzung der Sammlung und Bibliothek KRASSKES zu den Determinationsarbeiten im Städtischen Naturkundemuseum zu Kassel, der Firma C. Beck (Kassel) für Bereitstellung von Mikroskopen und Spezialzubehör und der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Bad Godesberg) für großzügige Unterstützung der Untersuchungen.

Für eine weitere Analyse schien es wünschenswert, den Vorgang der Reizplasmolyse gesondert zu behandeln, da hier der Hydratationsgrad des Plasmas offenbar unverändert bleibt und lediglich die Vacuole Wasser abgibt bzw. — bei der „Reizdeplasmolyse" — wieder aufnimmt.

Als besonders geeignete Objekte können die Diatomeen gelten; bei ihnen tritt Reizplasmolyse häufig und oftmals sehr stark auf (SCHÜTT 1895, BENECKE 1900, BROCKMANN 1906, CHOLNOKY 1928, PRAT 1934, BAUER 1938, GROSS 1940 u. a. m.). Ferner ist aus den Untersuchungen von BOGEN und FOLLMANN (1955) bekannt, daß — stärker als bei Zellen höherer Pflanzen — die Diatomeenzellen in beträchtlichem Ausmaß Wasser nichtosmotisch bzw. metaosmotisch aufzunehmen und in der Vacuole zu binden vermögen. Es lag daher nahe, die Vacuolenkontraktion bei Reizplasmolyse als Folge einer Abgabe metaosmotisch gebundenen Wassers, die Expansion bei der Erholung als nichtosmotische Wasseraufnahme anzusehen. Erwies sich diese Annahme als richtig, mußte letztere durch Stoffwechselgifte hemmbar sein.

Nachdem in der I. Mitteilung nachgewiesen werden konnte, daß Kappenplasmolyse und Vacuolenkontraktion nicht durch Permeabilitätsänderungen verursacht werden, würde damit auch die Notwendigkeit entfallen, die unbefriedigende „osmotische" Theorie der Reizplasmolyse beizubehalten.

Zur Prüfung dieser Vermutung haben wir zunächst die durch definierte Reize erzeugte Protoplastenkontraktion und -expansion in ihrem zeitlichen Ablauf zu erfassen versucht und des weiteren diese Abläufe durch verschiedene Stoffwechselgifte beeinflußt. Schließlich wurden Elektrophoreseversuche durchgeführt, sowie die Viscosität des Zellsaftes und die osmotischen Werte bei Reizplasmolyse bestimmt.

B. Objekte

I. Materialbeschaffung

Da sich die untersuchten Arten selbst im sterilisierten natürlichen Medium nur kurze Zeit hielten, wurden sie täglich nach Einbruch der Dunkelheit mit einem Oberflächennetz Nr. 25 in Tiefen von 3—4 m horizontal vom Ruderboot aus frisch eingesammelt, an einem kühlen und schattigen Ort aufbewahrt und am folgenden Morgen unmittelbar bearbeitet. Das Material stammte ausnahmslos aus der Bucht von Kaštela unweit des Institutes für Meeresforschung und Fischereiwesen in Split.

II. Untersuchte Arten

1. Perennierende Formen

a) *Asterolampra marylandica* EHRENBERG, eine isoperennierende Art des Pelagials der wärmeren Meere, die grundsätzlich in Einzelexemplaren auftrat.

b) *Bacteriastrum delicatulum* CLEVE, eine verbreitete, anisoperennierende, neritische, koloniebildende Form mit dem Vegetationsmaximum im Winter. Sie trat zur Zeit der Beobachtungen ebenfalls nur vereinzelt auf.

c) *Hemiaulus hauckii* GRUNOW, eine verbreitete, anisoperennierende, neritische Art mit Frühsommermaximum, die in unseren Fängen durchweg zahlreich vorhanden war.

2. Periodische Formen

a) *Chaetoceros daday* PAVILLARD, eine euthermische Planktonform mit Spätsommermaximum, die in unseren Proben nur einzeln vorkam.

b) *Skeletonema costatum* (GREV.) CLEVE, eine prothermische, neritische Art mit Massenentwicklung im Frühjahr und Herbst, die wir stets in ausreichender Anzahl fanden.

[Eingehende systematische Angaben vgl. HUSTEDT (1930); ökologische Einzelheiten ERCEGOVIČ (1936, 1940) und D'ANCONA et al. (1954).]

C. Methodik

I. Protoplastenausmessung

Wegen der unregelmäßigen und schwer zu berechnenden Zell- und Plasmolyseform wurden die Versuchszellen mittels Netzmikrometerokularen ausplanimetriert. Wir setzten dabei voraus, daß der optische Protoplastenquerschnitt näherungsweise eine lineare Funktion des Protoplastenvolumens darstellt[1]. Dieses ließ sich bei plasmolytischen Versuchen an der zylindrisch gebauten und regelmäßig plasmolysierenden Planktonart *Leptocylindrus adriaticus* SCHROEDER weitgehend bestätigen (FOLLMANN 1956). Bei *Bacteriastrum*, *Chaetoceros*, *Hemiaulus* und *Skeletonema* handelte es sich immer um Messungen in Richtung der Apikalebene, bei *Asterolampra* in Richtung der Valvarebene der Zelle.

Die Änderungen der Ausdehnung des Protoplastenquerschnitts gaben wir in Prozenten der Anfangsausdehnung an.

Sämtliche Untersuchungen wurden in Durchströmungskammern nach STADELMANN (1951) durchgeführt.

II. Erzeugung definierter Reize

1. Mechanische Reize

Nach Abklingen des ersten Reizes, den bereits das Einbringen in die Durchströmungskammer bewirkte, wurde eine mit dem Objekttisch des Mikroskopes fest verschraubte Normalstimmgabel (Kammerton a) in Schwingungen versetzt. Die auf die Objekte übertragene kurze Stoßserie (440 Hz) genügte, die Reizkontraktion auszulösen.

2. Temperaturreize

wurden durch Übertemperatur von 10° C hervorgerufen. Dazu brachten wir das Vorratsgefäß der Durchströmungskammer auf 11° C über die Temperatur des Normalmediums und setzten die Kammer vor Einbringung des Materials so lange in Betrieb, bis der Temperaturabfall, gemessen an der Ablaufflüssigkeit, nur noch etwa 1° C betrug.

3. Lichtreize

Das Untersuchungsmaterial wurde bereits am Vorabend des Versuchstages in die Kammer gebracht und bis zum andern Morgen verdunkelt gehalten. Der Lichtreiz wurde durch Abbrennen einer Philipps-Blitzbirne PF 14 in einem Spezialblitzgerät für Mikroaufnahmen ausgelöst. Die Beleuchtungsstärke betrug etwa 10000 lx. Bei den sofort anschließenden Messungen wurde die Mikroskopierlampe soweit wie möglich gedrosselt.

[1] Hierauf beruht unter anderem auch die Plasmometrie HÖFLERS (1918).

4. Elektrische Reize

konnten durch Anlegung einer Gleichstromspannung senkrecht zur Strömungsrichtung mittels in die Kammer eingeführter Platinelektroden erteilt werden. Die Intensität des angelegten Gleichstromes betrug bei einer Dauer von 5 sec 1,0 V und 1,0 mA.

5. Hypotoniereize

ließen sich durch Verdünnung des Meerwassers mit destilliertem Wasser (25, 50, 95, 100%) erzielen.

6. Chemische Reize

a) Das Seewasser wurde durch isotonische Lösungen von NaCl, KNO_3 und Rohrzucker ersetzt.

b) Neutralrot (1:10000), Erythrosin (1:1000) und Rhodamin B (1:10000) wurden dem Seewasser in verschiedenen p_H-Stufen zugegeben.

Voraussetzung für das Gelingen sämtlicher Reizversuche war die Konstanz der Strömungs-, Temperatur- und Beleuchtungsverhältnisse, sowie die völlig erschütterungsfreie Aufstellung der Instrumente.

III. Osmotische Werte

Da die osmotischen Werte nicht im Zustand der Grenzplasmolyse (O_g) bestimmt werden konnten (Chemo-Reizplasmolyse!), benutzten wir eine Abänderung der grenzplasmolytischen Methode FITTINGS (1915, 1917). Wir bestimmten dabei die Konzentration einer Rohrzuckerlösung, die, im ersten Kontraktionsmaximum zugegeben, bei 50% der Zellen Kontraktionszunahme hervorzurufen vermochte. Dieser osmotische Wert bei Reizplasmolyse (O_s) kann also nicht unmittelbar mit dem O_g-Wert verglichen werden.

IV. Bestimmung der Seewasserkonzentration

Die Kenntnis der absoluten Seewasserkonzentration war für alle Giftversuche, die Versuche zur Chemo-Reizplasmolyse und die O_g-Bestimmungen unerläßlich. Sie wurde mit der Dampfdruckmethode nach BARGER (1938) ermittelt.

V. Viscositätsmessung

Die absolute Zellsaftviscosität bestimmten wir nach der Methode PEKAREKS (1930). Die von ihm vorgeschlagene Verwendung von Farbstoffen verbot sich bei unseren Versuchen von selbst (Chemo-Reizplasmolyse!). Im Zellsaft der untersuchten Arten waren jedoch genügend Einschlüsse enthalten, die zur Messung verwendet werden konnten.

VI. Elektrophoretische Untersuchungen

Um ein Maß für die Oberflächenladungsverhältnisse des Protoplasten zu erhalten, wurden gereizte und ungereizte Zellen in einer von FRITZE (1952) vorgeschlagenen Elektrophoresekammer untersucht. Da bei der Auswertung der Ergebnisse nach der HELMHOLTZ-SMOLUCHOWSKIschen Gleichung für die elektrische Beweglichkeit mehrere Fehlerquellen (Ionenwolke, kataphoretischer Effekt, Relaxationseffekt) unberücksichtigt bleiben mußten, möchten wir die erhaltenen ζ-Werte nur als relative Größen zur Feststellung von Änderungen in den Ladungsverhältnissen auffassen.

Die η- und ζ-Bestimmungen erforderten längere Versuchszeiten. Außerdem war es technisch unmöglich, gleichzeitig Querschnittsmessungen anzustellen. Die Meßwerte konnten deshalb nicht speziellen Kurvenpunkten zugeordnet werden und wurden in gesonderten Tabellen beigefügt.

VII. Lösungen

Sämtliche Versuchslösungen wurden in filtriertem und sterilisiertem Standortswasser angesetzt, bei den Verdünnungs-, Elektrolyt- und Anelektrolytversuchen mit destilliertem Wasser. Die Giftzugaben wurden durch entsprechende Verdünnung berücksichtigt.

VIII. Statistische Auswertung

Von den meist 10 Parallelversuchen wurde der Mittelwert und die Standardstreuung als mittlere quadratische Abweichung des Mittelwertes bestimmt. Die Streuung lag nach graphischer Eliminierung extrem stark abweichender Werte bei

den Querschnittsmessungen (Kontrollen) bei $\pm$ 7%,
den Querschnittsmessungen (Giftversuche) bei $\pm$ 9%,
den O_g-Bestimmungen (Kontrollen) bei $\pm$ 4%,
den O_s-Bestimmungen (Giftversuche) bei $\pm$ 6%,
den η-Bestimmungen (Kontrollen) bei $\pm$ 5%,
den η-Bestimmungen (Giftversuche) bei $\pm$ 3%,
den ζ-Bestimmungen (Kontrollen) bei $\pm$ 17% und
den ζ-Bestimmungen (Giftversuche) bei $\pm$ 25%.

In den graphischen Darstellungen und Tabellen wurde im Interesse der Übersichtlichkeit auf die Eintragung der Fehlergrenzen verzichtet.

IX. Verwendete Substanzen

p-Aminobenzoësäure:	Merck, ohne Angabe des Reinheitsgrades,
2,4-Dinitrophenol:	Riedel de Haën, ohne Angabe des Reinheitsgrades,
Erythrosin:	Merck, zur Plasmafärbung,
l-Histidinmonochlorhydrat:	Hoffmann-La Roche, ohne Angabe des Reinheitsgrades,
Indolyl-3-essigsäure:	Merck, ohne Angabe des Reinheitsgrades,
Kaliumcyanid:	Merck, zur Analyse,
Kaliumnitrat:	Merck, zur Analyse,
Monojodessigsäure:	Schuchhardt, ohne Angabe des Reinheitsgrades,
Natriumarsenit:	Kehr, reinst,
Natriumazid:	Merck, zur Analyse,
Natriumchlorid:	Merck, zur Analyse,
Neutralrot:	Merck, Indicatorsubstanz,
Rhodamin B:	Merck, zur Fluorescenzfärbung,
Saccharose:	handelsüblich.

X. Abkürzungen

p-ABS = p-Aminobenzoësäure,
DNP = 2,4-Dinitrophenol,
h = Stunden,
HA = Indolyl-3-Essigsäure,
Histidin = l-Histidinmonochlorhydrat,
M = mol/l,
MJE = Monojodessigsäure,
O_g-Wert = osmotischer Wert bei Grenzplasmolyse,
O_s-Wert = osmotischer Wert bei Reizplasmolyse.

D. Ergebnisse

I. Grundzüge des Reizplasmolyse-Ablaufs

Nach der Reizart konnten wir zwischen

1. Thigmo-Reizplasmolyse *(Chaetoceros)*,
2. Photo-Reizplasmolyse *(Bacteriastrum)*,
3. Elektro-Reizplasmolyse *(Skeletonema)*,
4. Thermo-Reizplasmolyse *(Bacteriastrum)*,
5. Hypotonie-Reizplasmolyse *(Asterolampra)* und
6. Chemo-Reizplasmolyse *(Hemiaulus)*

unterscheiden. Zwar ließ sich jede der untersuchten Diatomeen durch sämtliche Reizarten beeinflussen, doch zeigten sich bei den oben zugeordneten Reizen deutlich stärkere Protoplastenkontraktionen. Wir möchten deshalb hier nur diese „starken" Reizplasmolysetypen besprechen.

Allen Typen gemeinsam ist die Abnahme des Protoplastenvolumens nach der ersten Reizung auf 30—55% des Ausgangsbetrages (= Plasmolyse), während in einem Zeitraum von 1—8 Std Wiederausdehnung (= Deplasmolyse) erfolgt (Abb. 1—6). Außerdem traten bei allen untersuchten Arten während der Reizplasmolyse Chromatophorendeformationen auf, die bei der „Reizdeplasmolyse" rückläufig waren. Die äußerlich sichtbaren Reaktionen laufen also bei unterschiedlichen Reizarten und verschiedenen Versuchsobjekten durchaus *ähnlich* ab.

Unterschiede zeigten sich nur in der Geschwindigkeit und dem Ausmaß der Plasmolyse und Deplasmolyse. Bei mehrmaliger Wiederholung der Photo-Reizplasmolyse „ermüden" die Zellen (Abb. 2), hingegen zeigen sie bei Thigmo-, Thermo- und Elektro-Reizplasmolyse nach erneuter Reizung sogar verstärkte Kontraktionen (bis über 10%; Abb. 1, 3, 4). Bei Hypotonie- und Chemo-Reizplasmolyse werden wiederholte Reizungen z. T. überhaupt nicht vertragen (Abb. 5, 6).

Wir wählten für unsere Untersuchungen immer Reizstärken, bei denen maximale Effekte auftraten. Es zeigte sich jedoch schon bei den Vorversuchen, daß die Reizplasmolyse nicht dem Alles-oder-Nichts-Gesetz der Reizphysiologie gehorcht.

Die Verminderung des Protoplastenvolumens während der Reizplasmolyse beruht augenscheinlich auf dem Verlust von Vacuolenwasser, oder, allgemeiner, von Zellsaft. Hierfür wurde bislang eine „reversible Permeabilitätserhöhung" oder zeitweiliger „Semipermeabilitätsfortfall" verantwortlich gemacht (letzte Zusammenfassung: STADELMANN 1956).

Um zu untersuchen, wie weit dabei auch nicht- bzw. metaosmotische Prozesse beteiligt sind, behandelten wir unsere Versuchszellen mit verschiedenen Stoffwechselgiften und -anregern: während die *Kontraktionsphase unbeeinflußt* blieb, ließ sich die *Deplasmolyse* in jedem Falle durch verschiedene Stoffwechselinhibitoren *unterbinden* bzw. hemmen (Abbildung 1—6). Das deutet bereits darauf hin, daß der zweite Teil der Reaktion auf nichtosmotischen Mechanismen beruht.

Da man für solche Vorgänge *labile Vacuolenkolloide* verantwortlich machen kann (Bogen 1956), ist es möglich, bei der Erklärung der Reizplasmolyse auf die Annahme von Permeabilitätsänderungen des Protoplasten — für die bis jetzt noch keine direkten experimentellen Belege vorliegen — zu verzichten. Tatsächlich dürfte die Permeabilität des Diatomeenprotoplasten während der Reizplasmolyse nicht nennenswert ansteigen, denn im reizplasmolytischen Kontraktionsmaximum kann durch Zugabe hypertonischer Lösungen *Kontraktionszunahme* erzielt werden. Im andern Falle müßte das Plasmolytikum ja in den Protoplasten eindringen. Wir benutzten diese Reaktion, um die O_S-Werte festzustellen (Tabelle 7).

Für die Annahme, daß bei Reizung in der Diatomeenzelle labile Zellsaftkolloide zerfallen und daß keine Permeabilitätsänderungen vor sich gehen, sprechen außerdem drei Indizien:

a) Das Protoplasmapotential zeigt bei Reizplasmolyse keine Änderungen, die über den Rahmen der Fehlergrenzen hinausgehen. Bei Änderungen in einem so komplizierten System, wie es die für die Stoffaufnahme des Protoplasten verantwortlichen Plasmagrenzschichten darstellen (Umrath 1938, Danielli 1954, Rothstein 1954), läßt sich jedoch auch eine Änderung im Plasmapotential erwarten (Tabelle 1—6).

b) Die Zellsaftviscosität zeigt in sämtlichen Versuchen einen Abfall von über 10%. Das schien zunächst für eine Abgabe von Vacuolenstoffen zu sprechen, denn bei „echter" Plasmolyse sollte auf Grund der steigenden Zellsaftkonzentration auch eine Viscositätssteigerung erfolgen (Pekarek 1933). Nimmt man jedoch Exosmose von Zellsaft an, so bleibt unverständlich, wieso sich die Viscosität überhaupt ändert (Tabellen 1—6).

c) Außerdem findet bei *Asterolampra* die Deplasmolyse auch noch in zu 95% verdünntem Seewasser statt, wobei der Plasmolyseablauf sogar wiederholbar ist (Abb. 5). Nimmt man Zellsaftabgabe an, so wäre dies bei der notwendig folgenden Verarmung der Vacuole an osmotisch wirksamen Stoffen kaum denkbar, da das „normale" osmotische Niveau nicht wieder erreicht werden könnte. Bei der strengen Abhängigkeit nahezu aller fermentativen Stoffwechselvorgänge von der Konzentration des Mediums (z. B. Laties 1954) müßte schneller Zelltod eintreten. Die Zellen blieben aber nach der Deplasmolyse im stark verdünnten Meerwasser noch tagelang am Leben. Ganz ähnlich argumentiert Williams (1954) bei der Entwicklung einer „nichtosmotischen" Theorie der Spaltöffnungsbewegung.

Einfacher und widerspruchsfreier läßt sich der Vorgang der Reizplasmolyse mit einem reizbedingten Zerfall von hydratisierten Vacuolenkolloiden erklären. Das so „entbundene" Wasser „verdünnt" den Zellsaft und verläßt die Vacuole auf dem Diffusionsweg. Der osmotische Vorgang ist also hier ein sekundärer. Die Restitution des Protoplasten-

volumens erfolgt danach durch Wasseraufnahme und erneute Hydratisierung der in Frage stehenden Vacuoleninhaltsstoffe.

Wir halten uns daher für hinreichend berechtigt, nachfolgend die *Stoffabgabe bei der Diatomeen-Reizplasmolyse als die Abgabe vorher nichtosmotisch gebundenen Wassers*, die *„Reizdeplasmolyse" als einen metaosmotischen Wasseraufnahmevorgang bei gleichbleibender Permeabilität* des Protoplasten anzusehen.

II. Reizplasmolyse-Arten

Der Übersichtlichkeit halber möchten wir im folgenden die Reizplasmolysearten einzeln besprechen.

1. Die Thigmo-Reizplasmolyse (BENECKE 1900); *Versuche mit Chaetoceros daday* PAVILL

Bei *Chaetoceros* bewirkte mechanische Reizung innerhalb von 15 min einen plötzlichen Volumverlust des Protoplasten von 40%, der von

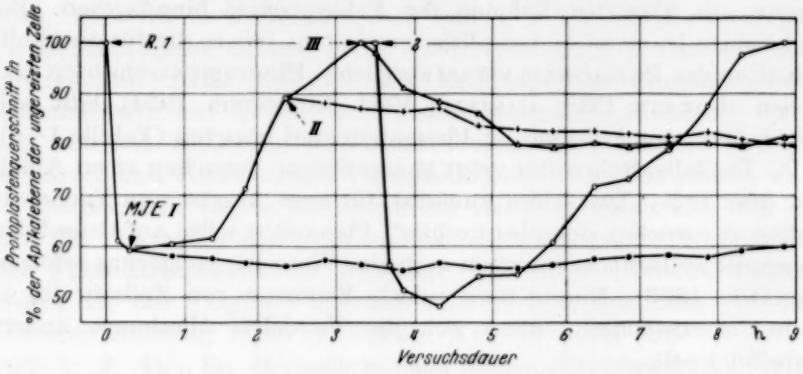

Abb. 1. Der Verlauf der Thigmo-Reizplasmolyse bei *Chaetoceros daday* PAVILL. [*R. 1, 2* mechanische Reize. ○ Kontrolle. ● MJE-Zusatz (10^{-4} M) nach der 1. Kontraktion. + MJE-Zusatz nach begonnener Deplasmolyse. △ MJE-Zusatz nach beendeter Deplasmolyse. Die Anfangsäste der MJE-Kurven laufen mit der Kontroll-Kurve weitgehend parallel und konnten deshalb aus Übersichtlichkeitsgründen ausgelassen werden]

einem langsamen, kontinuierlichen Wiederanstieg während 3 Std gefolgt wurde. Erneute Reizung vermochte eine um weitere 10% stärkere Kontraktion hervorzurufen. Der Vorgang ließ sich bis zu fünfmal wiederholen, wobei das Plasmolysebild immer krampfplasmolyse-ähnlicher wurde; die Zellen benötigten immer längere Zeiträume zur Deplasmolyse und starben schließlich nach systropheartiger Plasmaballung ab.

Die in die Schwebeborsten dieser Art hineinragenden, nicht vacuolisierten Plasmafäden folgten dem sich zusammenziehenden Plasmaschlauch nicht, sondern rissen ab. Sie zeigten auch keinerlei Volumabnahme. Wir schließen daraus, daß im Plasma selbst bei Reizplasmolyse keine „aktiven" Kontraktionen vor sich gehen.

Von den Stoffwechselgiften erwies sich MJE (10^{-5} M) als besonders wirkungsvoll: nach Zugabe im Kontraktionsmaximum vermag sie die Deplasmolyse quantitativ zu hemmen (Abb. 1). Der Deplasmolysevorgang ist danach zumindest teilweise nichtosmotischer Natur (vgl. Bogen 1953). — Die übrigen Stoffwechselgifte zeigten schwächere, HA und p-ABS keine Wirkung.

Vermutlich sind bei der energiebedürftigen Restitution des Protoplastenvolumens von *Chaetoceros* Fermente mit Sulfhydrylgruppen beteiligt (Laties 1949). MJE kann jedoch auch in die energiebedürftige Faltung bzw. Entfaltung von Trägerproteinen hemmend eingreifen (Astrup und Alkjaersig 1952). — Die Wirkungslosigkeit von HA und p-ABS überrascht nicht: sie vermögen z. B. bei höheren Pflanzen die Stoffaufnahme erst nach zweitägiger Einwirkung zu beeinflussen (Hackett und Thimann 1952).

Wurde MJE vor der ersten Reizung zugegeben, so erzielten wir nur in wenigen Fällen eine schwache Kontraktion. Der Grund dafür dürfte in einer zusätzlich auftretenden unspezifischen chemischen Reizwirkung durch MJE zu suchen sein. Morphologisch gleiche, in ihrem physiologischen Zustand aber ungleiche Zellen reagieren hier verschieden. Nach wiederholten Reizungen befinden sich die Zellen noch in einem „Erregungszustand": sie zeigten durchgehend Kontraktion. — Gleiches ist von den übrigen Reizversuchen zu berichten (Ausnahme: Thermo-Reizplasmolyse).

Bei Kontraktion nahm die Zellsaftviscosität um 24—29% ab (Tabelle 1). Kontroll- und Giftversuch zeigten keine Unterschiede. MJE vermochte die Zellsaftviscosität auch über längere Zeiträume auf ihrem Minimum zu erhalten.

Tabelle 1. *Zellsaftviscosität* (η) *und Protoplasmapotential* (ζ) *während des Thigmo-Reizplasmolyseverlaufs bei Chaetoceros daday* Pavill. *(Versuchstemperatur: 23° C ± 1°)*

Versuch	η (P)	% η der ungereizten Kontrollzelle	ζ (mV)	% ζ der ungereizten Kontrollzelle
Kontrolle, ungereizt	0,021	(100)	−28	(100)
Kontrolle, plasmolysiert	0,016	76	−26	93
Kontrolle, deplasmolysierend	0,017	81	−28	100
Kontrolle, deplasmolysiert	0,019	90	−32	114
Kontrolle, erneut plasmolysiert	0,015	71	−27	96
Kontrolle, erneut deplasmolysiert	0,019	90	−31	111
50 min nach MJE-Zugabe I	0,015	71	−30	107
200 min nach MJE-Zugabe I	0,016	76	−31	111
15 min nach MJE-Zugabe II	0,017	81	−33	118
150 min nach MJE-Zugabe II	0,017	81	−33	118
15 min nach MJE-Zugabe III	0,018	86	−29	104
200 min nach MJE-Zugabe III	0,017	81	−32	114

Im Oberflächenpotential der Protoplasten gingen während der Kontraktions- und Restitutionsphase keine meßbaren Änderungen vor sich (Tabelle 1). Aktionsströme treten also nicht auf. (Allerdings kann man dies wegen der technischen Unmöglichkeit, schnelle Messungen durchzuführen, nur aus dem Fehlen eines Nachpotentials erschließen).

2. Die Photo-Reizplasmolyse (BENECKE 1900); *Versuche mit Bacteriastrum delicatulum* CLEVE

Die Photoreizplasmolyse zeigte im Gegensatz zur vorher besprochenen Thigmo-Reizplasmolyse bei mehrmaliger Wiederholung ein deutliches

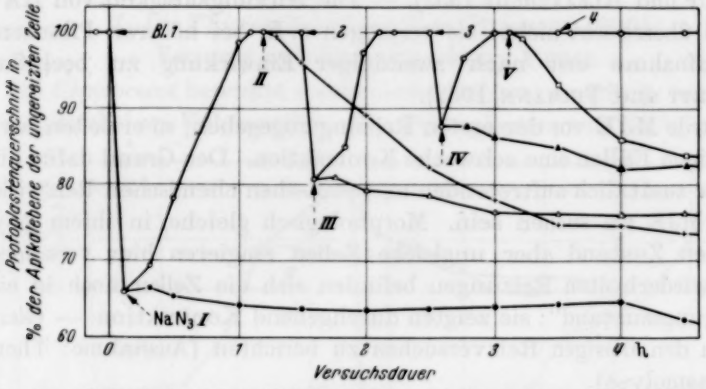

Abb. 2. Der Verlauf der Photo-Reizplasmolyse bei *Bacteriastrum delicatulum* CLEVE. [*Bl. 1—4* Lichtreize durch Blitzauslösung. ○ Kontrolle. ● NaN_3-Zusatz (10^{-4}M) nach der 1. Kontraktion. + NaN_3-Zusatz nach der 1. Deplasmolyse. △ NaN_3-Zusatz nach der 2. Kontraktion. ▲ NaN_3-Zusatz nach der 3. Kontraktion. □ NaN_3-Zusatz nach der 3. Deplasmolyse. Die Anfangsäste der NaN_3-Kurven sind mit der Kontrollkurve weitgehend identisch; sie konnten deshalb übersichtlichkeitshalber ausgelassen werden; vgl. FOLLMANN 1955]

Nachlassen der Reaktionsstärke (Abb. 2). Bei der Klärung der Frage, ob hier grundsätzlich verschiedene Mechanismen vorlagen, verwendeten wir wiederum die vorn angegebenen Gifte. Das Cytochromoxydase-Gift NaN_3 erwies sich dabei als das wirkungsvollste. Für die Blockierung der Deplasmolyse gilt jedoch das bereits vorn Gesagte.

In der „Ermüdung" möchten wir einen weiteren Hinweis auf die „physiologische", also *nicht*osmotische Natur der beobachteten Vorgänge sehen. Sie tritt nicht auf, wenn zwischen den einzelnen Blitzen „Erholungs"-Zwischenräume von mindestens 2—3 Std, nicht aber, wie im dargestellten Fall, von nur 30 min liegen.

Die meisten Angaben über den Lichteffekt auf die Zellviscosität erstrecken sich nur auf die Plasmaviscosität, sind also für unsere Beobachtungen von untergeordneter Bedeutung. Die in Tabelle 2 wiedergegebenen Werte zeigen jedoch gegenüber den wenigen bei Belichtung an höheren Pflanzen bekanntgewordenen Erhöhungen (PEKAREK 1935)

Tabelle 2. *Zellsaftviscosität* (η) *und Protoplasmapotential* (ζ) *während des Photo-Reizplasmolyseverlaufs bei Bacteriastrum delicatulum* CLEVE. *(Versuchstemperatur: 22° C ± 0,5°)*

Versuch	η (P)	% η der ungereizten Kontrollzelle	ζ (mV)	% ζ der ungereizten Kontrollzelle
Kontrolle, ungereizt	0,018	(100)	−21	(100)
Kontrolle, kontrahiert	0,016	89	−20	95
Kontrolle, deplasmolysierend	0,016	89	−22	105
Kontrolle, deplasmolysiert	0,017	94	−21	100
Kontrolle, erneut plasmolysiert . . .	0,015	83	−20	95
Kontrolle, erneut deplasmolysiert . .	0,017	94	−21	100
55 min nach NaN_3-Zugabe I	0,016	89	−19	90
150 min nach NaN_3-Zugabe I	0,015	83	−20	95
30 min nach NaN_3-Zugabe II	0,018	100	−19	90
200 min nach NaN_3-Zugabe II	0,016	89	−18	86
100 min nach NaN_3-Zugabe III . . .	0,016	89	−19	90
30 min nach NaN_3-Zugabe IV	0,017	94	−20	95
150 min nach NaN_3-Zugabe IV . . .	0,016	89	−19	90
90 min nach NaN_3-Zugabe V	0,016	89	−18	86

wiederum gänzlich entgegengesetztes Verhalten: wie bei der Thigmo-Reizplasmolyse *sinken* die η-Werte um 11—17%, steigen bei der Deplasmolyse bis fast zum Ausgangswert an, um dann bei erneuter Plasmolyse wieder zu fallen.

Diese Veränderungen der Zellsaft-Viscosität sprechen gegen die Vermutung, daß während der Kontraktion „lösendes" Wasser bzw. Zellsaft abgegeben, bei der Expansion osmotisch wieder aufgenommen wird. Vielmehr dürften sie eng mit der Veränderung der Hydratation von Vacuolenkolloiden verbunden sein (Abgabe bzw. Wiederaufnahme „gebundenen" Wassers; vgl. STÅLFELT 1954).

Die annähernde Konstanz des Plasmapotentials während der Photo-Reizplasmolyse/Deplasmolyse läßt sich wie im vorigen Abschnitt deuten.

3. Die Elektro-Reizplasmolyse; Versuche mit Skeletonema costatum CLEVE

Analog zu den bis jetzt beschriebenen Reizarten ließ sich auch durch Anlegen einer elektrischen Gleichspannung an die Durchströmungskammer bei *Skeletonema* Protoplastenkontraktion erzielen (Abb. 3). Zwar konnte bislang nur die vorn angegebene Stromstärke genauer geprüft werden, Vorversuche ergaben jedoch, daß die Reizschwelle bei der hier erstmalig beobachteten Elektro-Reizplasmolyse für *Skeletonema* bei 3—5 erg und damit sehr niedrig liegt.

Neu erscheint die Tatsache, daß die Zellen wiederholte Reizung nicht vertragen. Dies zeigt, daß der elektrische Reiz bereits so schwere Schädigungen des Protoplasten hervorruft, daß die zur „nichtosmotischen" Rückdehnung erforderliche Energie nicht mehr aufgebracht

werden kann. Die Zellen starben regelmäßig nach der zweiten Reizung innerhalb von 1,5 Std nach einem angedeuteten „Deplasmolyse-Versuch" ab. Bei mechanischer Reizung, die allerdings wesentlich schwächere Kontraktionen hervorrief, trat diese Erscheinung nicht auf.

Auch bei dieser Art rissen die Plasmafortsätze in den Schwebeborsten bei Reizplasmolyse ab.

Zur stoffwechselphysiologischen Analyse wurden $NaAsO_2$ und Histidin (beide 10^{-5} M) einzeln und in Kombination verwendet. Die Kombi-

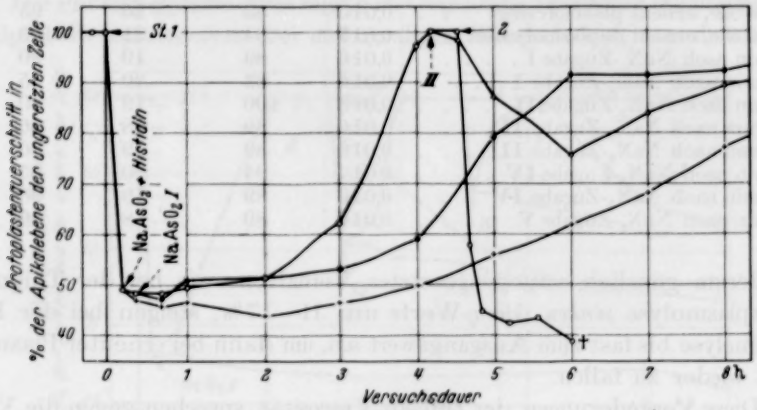

Abb. 3. Der Verlauf der Elektro-Reizplasmolyse bei *Skeletonema costatum* CLEVE. [*St. 1, 2* reizauslösende Stromstöße. ○ Kontrolle. ● $NaAsO_2$-Zusatz (10^{-5} M) nach der 1. Kontraktion. + $NaAsO_2$/Histidin-Zusatz (beide 10^{-5} M) nach der 1. Kontraktion. △ $NaAsO_2$-Zusatz nach der Deplasmolyse. Die Anfangsäste der Gift-Kurven stimmen mit der Kontroll-Kurve soweit überein, daß sie hier ausgelassen werden konnten]

nationslösung zeigte den stärksten Effekt. Bemerkenswert ist, daß hier keine Blockierung der Deplasmolyse, sondern lediglich verschieden starke Hemmung erreicht werden kann. Zur vollständigen Deplasmolyse gelangten die Zellen im Giftversuch jedoch nicht. Sie starben in der Regel nach 10—13 Std ab (in Abb. 3 nicht mehr wiedergegeben).

Eigenartigerweise zeigten hier wieder andere Stoffwechselgifte die stärkste Wirkung. Das Erscheinungsbild ist jedoch mit den anderen Versuchen durchaus vergleichbar: nach der Deplasmolyse zugegebene Giftdosen brachten das Protoplastenvolumen auf die bei gehemmter Deplasmolyse erreichte Höhe zurück. Das läßt sich, ebenso wie bei den anderen Reizversuchen, wohl nur so erklären, daß das nichtosmotisch gebundene Wasser in verschiedenen „Phasen" vorliegt und daß die Aufnahme dieses Wassers komplexer Natur ist, Möglichkeiten, die schon verschiedentlich erörtert wurden (z. B. BOGEN 1953, PRELL 1955). Es hat den Anschein, daß wir vorläufig weder alle Bindungsarten „nichtosmotischen" Wassers in der Vacuole noch alle Aufnahmemechanismen mit unseren Mitteln beeinflussen können.

Tabelle 3. *Die Zellsaftviscosität* (η) *während der Elektro-Reizplasmolyse bei Skeletonema costatum* CLEVE. *(Versuchstemperatur: 24° C ± 1°)*

Versuch	η (P)	% η der ungereizten Kontrollzelle
Kontrolle, ungereizt	0,021	(100)
Kontrolle, maximal plasmolysiert	0,018	86
Kontrolle, deplasmolysierend	0,018	86
Kontrolle, deplasmolysiert	0,020	95
Kontrolle, erneut plasmolysiert	0,025	119
20 min nach $NaAsO_2$-Zusatz I	0,018	86
150 min nach $NaAsO_2$-Zusatz I	0,017	81
20 min nach $NaAsO_2$-Zusatz II	0,019	86
180 min nach $NaAsO_2$-Zusatz II	0,017	76
20 min nach $NaAsO_2$/Histidin-Zusatz	0,018	86
180 min nach $NaAsO_2$/Histidin-Zusatz . . .	0,016	76

Die Viscositätsmessungen zeigten kein neues Bild (Tabelle 3). ζ-Bestimmungen konnten aus leicht einzusehenden Gründen nicht vorgenommen werden.

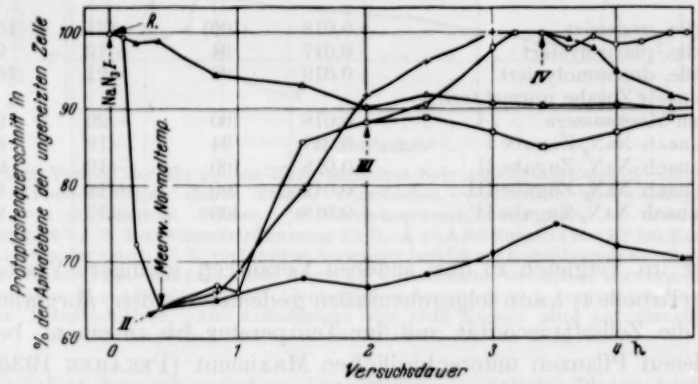

Abb. 4. Der Verlauf der Thermo-Reizplasmolyse bei *Bacteriastrum delicatulum* CLEVE. [*R.* Reizauslösung durch Zusatz von 10° C übertemperiertem Seewasser. ○ Kontrolle. △ NaN_3-Zusatz (10^{-4} M) bei Versuchsbeginn. ● NaN_3-Zusatz im Kontraktionsmaximum. + Meerwasser-Zusatz von Normaltemperatur im Kontraktionsmaximum. □ NaN_3-Zusatz während der Deplasmolyse. ▲ NaN_3-Zusatz nach beendeter Deplasmolyse. Die Anfangsäste der Gift-Kurven u. dgl. wurden aus Übersichtlichkeitsgründen nicht mit eingetragen; sie stimmen aber mit der Kontrollkurve weitgehend überein]

4. *Die Thermo-Reizplasmolyse* (LIVINGSTON 1903); *Versuche mit Bacteriastrum delicatulum* CLEVE

Der Verlauf der thermisch erzeugten Reizplasmolyse, die hier für Diatomeen erstmalig beschrieben wird, zeigte bei *Bacteriastrum* ein im wesentlichen schon bekanntes Bild. Es ist erstaunlich, daß im Kontraktionsmaximum zugegebenes Meerwasser mit Normaltemperatur die Deplasmolyse nicht zu beschleunigen vermag (Abb. 4). Auch hier starben die Zellen nach erneuter Reizung verhältnismäßig schnell ab.

Das zwischengeschaltete, normaltemperierte Wasser rief erneute, allerdings nur 5—7% des Ausgangsvolumens betragende Kontraktionen hervor (in Abb. 4 aus Übersichtlichkeitsgründen ausgelassen). Dies stellt einen Hinweis darauf dar, daß möglicherweise „Adaptations"-Mechanismen vorliegen.

Wie bei der Photo-Reizplasmolyse erwies sich auch hier NaN_3 (10^{-4} M) als besonders wirkungsvoll. Setzte man vor Versuchsbeginn NaN_3 zu, so ergaben sich auch ohne Thermoreiz reproduzierbare Werte. Diese waren im Vergleich zur Thermokontraktion sehr niedrig. Das spricht wiederum dafür, daß primär die Aufnahmemechanismen und nur teilweise die Wasserspeicherung inhibiert werden.

Tabelle 4. *Zellsaftviscosität* (η) *und Protoplasmapotential* (ζ) *während des Thermo-Reizplasmolyseverlaufs bei Bacteriastrum delicatulum* CLEVE. *(Versuchstemperaturen: 23° C bzw. 33° C ± 1°)*

Versuch	η (P)	% ζ der ungereizten Kontrollzelle	ζ (mV)	% ζ der ungereizten Kontrollzelle
Kontrolle, ungereizt	0,018	(100)	—21	(100)
Kontrolle, plasmolysiert	0,017	94	—19	90
Kontrolle, deplasmolysiert	0,019	106	—21	100
50 min nach Zugabe normal temperierten Meerwassers	0,018	100	—20	95
60 min nach NaN_3-Zugabe I	0,017	94	—18	86
60 min nach NaN_3-Zugabe II	0,018	100	—19	90
60 min nach NaN_3-Zugabe III	0,018	100	—18	86
60 min nach NaN_3-Zugabe IV	0,018	100	—17	81

Der im Vergleich zu den anderen Versuchen geringere Viscositätsabfall (Tabelle 4) kann folgendermaßen gedeutet werden: normalerweise steigt die Zellsaftviscosität mit der Temperatur bis zu einem, bei verschiedenen Pflanzen unterschiedlichen Maximum (PEKAREK 1935). Bei der Reizplasmolyse liegen jedoch zwei gegenläufige Prozesse vor, bei denen der zweite etwas überwiegt. Zu der erwähnten Steigerung kommt hier ein Abfall durch die Entquellung (= Abgabe vorher nichtosmotisch gebundenen Wassers) der Vacuolenkolloide bei Reizplasmolyse.

Die Potentialsmessungen zeigten kein neues Bild.

5. Die Hypotonie-Reizplasmolyse (BROCKMANN 1906); *Versuche mit Asterolampra marylandica* EHRENBERG

Wie Abb. 5 zeigt, ruft Verdünnung des Seewassers auf 25% bei *Asterolampra* geringe Plasmaabhebung hervor. Ihr folgt nach 1,5 Std Deplasmolyse. Zu 50 und 95% verdünntes Seewasser bewirkt nach 30 min Kontraktionen von annähernd gleicher Stärke. Die Deplasmolysezeit erscheint bei 50%iger Verdünnung kaum verzögert gegenüber 25%iger; bei 95%iger Verdünnung tritt nach 1,5 Std ein vorüber-

gehender „Deplasmolyse-Stillstand" auf, doch wird auch hier die Deplasmolyse nach 3 Std vollständig. Die mit destilliertem Wasser behandelten Zellen starben nach einem „Deplasmolyse-Versuch" innerhalb von 1,5 Std ab.

Der Normalverlauf der Hypotonie-Reizplasmolyse läßt sich ebenfalls im vorstehend ausgeführten Sinne verstehen, nämlich als reizinduzierte Entbindung nichtosmotisch festgelegten Vacuolenwassers und nachfolgende aktive Wiederaufnahme. Es ist ohne weiteres verständlich, daß

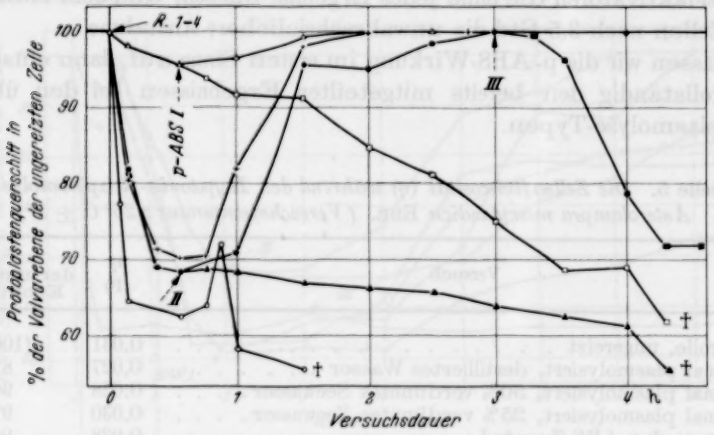

Abb. 5. Der Verlauf der Hypotonie-Reizplasmolyse bei *Asterolampra marylandica* EHR. [*R. 1—4* Hypotonie-Reize durch Zusatz verschieden verdünnter Meerwasserproben: ○ Zusatz von destilliertem Wasser. ● Meerwasserverdünnung 95 %. + Meerwasserverdünnung 50 %. △ Meerwasserverdünnung 25 %. ▲ p-ABS-Zusatz (10^{-5} M) im Kontraktionsmaximum der durch 95 % verdünntes Seewasser bewirkten Reizplasmolyse. □ p-ABS-Zusatz im Kontraktionsmaximum der durch 25 % verdünntes Seewasser hervorgerufenen Reizplasmolyse. ■ p-ABS-Zusatz nach Deplasmolyse der durch 50 % verdünntes Seewasser bewirkten Reizplasmolyse. Die Anfangsäste der Gift-Kurven sind auf Grund ihrer weitgehenden Ähnlichkeit mit den Kontroll-Kurven ausgelassen]

der Protoplast dem sehr starken Angriff des wesentliche Plasmabestandteile entziehenden destillierten Wassers auf die Dauer nicht widerstehen kann. Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang die dem Zelltod vorausgehende Deplasmolyse um 9% des Ansgangsvolumens. In diesem Extremfall der Hypotonie-Reizplasmolyse liegt eine Parallele zur oft angezweifelten *Zostera*-Plasmolyse in destilliertem Wasser vor (OSTERHOUT 1913).

Eigenartig erscheint dagegen die Wirkung der p-ABS. Sie tritt hier als „Stoffwechselgift" auf, vermag also gleich anderen Giften bei anderen Arten die Deplasmolyse zu verhindern und bei schwacher Kontraktion stärkere Zusammenziehung des Protoplasten hervorzurufen (Abb. 5). Nach der Deplasmolyse zugegeben ruft sie erneute Kontraktion hervor und bewirkt die Abgabe nichtosmotisch gebundenen Wassers. Zur Zeit sehen wir hierfür zwei Erklärungsmöglichkeiten:

a) durch geringfügige chemische Umwandlungen kann in kleinen Mengen ein p-ABS-Antagonist entstehen, der seinerseits erst die uns auffallende Reaktion auslöst. Es kann nicht entschieden werden, ob die Reaktion bereits im Medium, an der Plasmaoberfläche, im Plasma oder erst in der Vacuole vor sich geht.

b) p-ABS besitzt für *Asterolampra* starke chemische Reizwirkung, die eine Reizkontraktion auslöst (vgl. auch den folgenden Abschnitt). Dies ist jedoch nach dem Kurvenverlauf, Versuchen mit anderen Stoffwechselaktivatoren die ohne jedes Ergebnis blieben, und dem Absterben der Zellen nach 3,5 Std die unwahrscheinlichere Annahme.

Fassen wir die p-ABS-Wirkung im ersten Sinne auf, dann entspricht sie vollständig den bereits mitgeteilten Ergebnissen bei den übrigen Reizplasmolyse-Typen.

Tabelle 5. *Die Zellsaftviscosität (η) während der Hypotonie-Reizplasmolyse bei Asterolampra marylandica* EHR. *(Versuchstemperatur: 25° C ± 1°)*

Versuch	η (P)	% η der ungereizten Kontrollzelle
Kontrolle, ungereizt	0,031	(100)
Maximal plasmolysiert, destilliertes Wasser	0,027	87
Maximal plasmolysiert, 50% verdünntes Seewasser	0,028	90
Maximal plasmolysiert, 25% verdünntes Seewasser	0,030	97
20 min nach p-ABS-Zusatz I	0,028	90
180 min nach p-ABS-Zusatz I	0,028	90
60 min nach p-ABS-Zusatz II	0,026	84
240 min nach p-ABS-Zusatz II	0,035	113
60 min nach p-ABS-Zusatz III	0,028	90

Da es sich um Versuche mit verschiedenen Meerwasserkonzentrationen handelte, konnten elektrophoretische Versuche nicht zu vergleichbaren Resultaten führen. — Die in Tabelle 5 zusammengefaßten Ergebnisse der Viscositätsmessungen lassen kein neues Moment erkennen. Die verstärkte Herabsetzung der Viscosität bei stärkeren Verdünnungsgraden des Mediums kann aus der veränderten Ionen- und p_H-Bilanz zwischen Zelle und Medium heraus verstanden werden. Dies ist ein erneuter Hinweis auf die Wichtigkeit der Vacuolenfunktion, denn viele Elektrolyt- und p_H-Wirkungen wurden bislang nur dem Plasmazustand zugeschrieben. Sie sind jedoch auch deutlich in der Vacuole nachweisbar.

6. *Die Chemo-Reizplasmolyse* (BENECKE 1900); *Versuche mit Hemiaulus hauckii* GRUNOW

a) Elektrolyte. Ließ man auf *Hemiaulus* Meerwasser-isotonische NaCl- und KNO_3-Lösungen einwirken, so traten erst nach 40 min Kontraktionen auf, die dann aber den hohen Betrag von 55% erreichten.

Nach 2 Std setzte Deplasmolyse ein, die jedoch 20% unter dem Ausgangsvolumen anhält. Diese 20%igen Kontraktionen blieben bis zum bald nach Versuchsabschluß eintretenden Zelltod erhalten. DNP vermochte die Deplasmolyse zwar zu hemmen (in Abb. 6 nur für KNO_3 eingetragen), nicht aber zu blockieren.

Ein Vergleich mit den zahlreichen, einander aber vielfach widersprechenden Ergebnissen über Ionenwirkungen auf die Plasmolyse ist hier nicht notwendig, da es sich offenbar um einen *unspezifischen* Effekt handelt, denn die Wirkung von

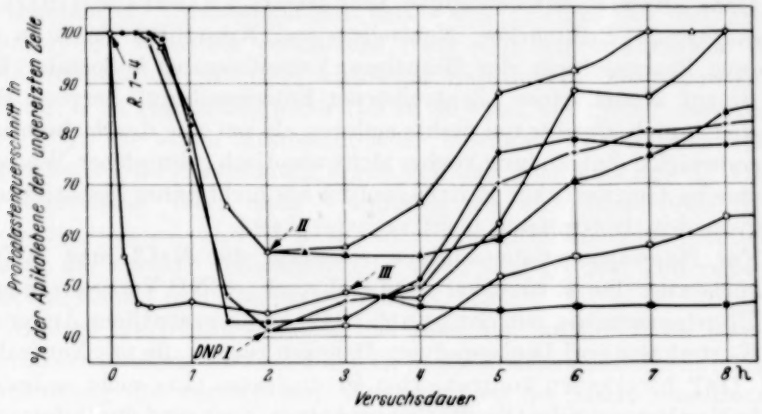

Abb. 6. Der Verlauf der Chemo-Reizplasmolyse bei *Hemiaulus hauckii* GRUN. [*R. 1—4* chemische Reize durch verschiedene, meerwasser-isotonische Lösungen. ● NaCl-Lösung. + KNO_3-Lösung. △ Saccharose-Lösung. ○ Neutralrot-Lösung (1 : 10000). ▲ DNP — Zusatz (10^{-5} M) nach Plasmolyse durch Saccharose-Lösung. ■ DNP-Zusatz nach Kontraktion durch Neutralrot-Lösung. □ DNP-Zusatz nach Plasmolyse durch KNO_3-Lösung. Die Anfangsäste der Gift-Kurven sind wiederum auf Grund ihrer weitgehenden Identität mit den Kontroll-Kurven ausgelassen worden.]

b) Anelektrolyten unterschied sich nicht wesentlich. Bei Verwendung von Rohrzucker waren die Kontraktionen um 15% schwächer und die Deplasmolyse wurde nach 7 Std vollständig. Die Zellen blieben in diesem Medium noch mehrere Stunden am Leben. Es dürfte sich also in beiden Fällen um allgemeine Reizwirkung handeln.

c) Vitalfarbstoffe. Auffällig war die Wirkung von Neutralrot. Bis zum Kontraktionsmaximum wurden im Gegensatz zu den Elektrolyt- und Anelektrolytversuchen nur 20 min benötigt, und die Kontraktion blieb anschließend über 4 Std annähernd konstant erhalten. Trotzdem wurde nach 8 Std vollständige Deplasmolyse erreicht. DNP vermochte in Verbindung mit Neutralrot die Deplasmolyse quantitativ zu hemmen. Das zeigt deutlich die Giftwirkung eines Vitalfarbstoffes (vgl. LOUB 1951).

Gleichsinnig in anderen p_H-Bereichen mit Erythrosin und Rhodamin B angestellte Versuche ergaben keine wesentlichen Unterschiede (der Übersichtlichkeit halber in Abb. 6 ausgelassen). Bei Verwendung von

Rhodamin B konnte keine vollständige Deplasmolyse beobachtet werden. Kombinationsversuche mit DNP führten nur beim Erythrosin zum gleichen Erfolg wie beim Neutralrot.

Die Reizplasmolyse auslösende Wirkung der Vitalfarbstoffe überrascht in diesem Zusammenhang nicht: es ist ja bereits seit längerer Zeit bekannt, daß sie Entmischungserscheinungen im Zellsaft hervorzurufen vermögen (z. B. BANK 1937). Hier sei auch auf die Parallelität zur Vacuolenkontraktion, Kappenplasmolyse und Zellsaftsynaerese hingewiesen (BOGEN 1951).

Ganz ähnliche Erscheinungen beobachtete CHADEFAUD (1937) an *Cyanophyceen:* Rohrzucker, Neutralrot und Kresylblau riefen in der äußeren Plasmaschicht der Blaualgen Vacuolisierung kolloidaler Elemente auf Kosten einer „Zentralkörper-Entschwellung" hervor. Hier handelt es sich offenbar um nichts anderes, als um eine durch chemische Reize bewirkte Entbindung vorher nichtosmotisch gebundenen Wassers, welches im Gegensatz zur Reizplasmolyse aus nicht näher beschriebenen Gründen den Protoplasten nicht verlassen kann.

Für Plasmapotentialmessungen schieden die NaCl- und KNO_3-Versuche aus. Die Rohrzucker- und Rohrzucker/DNP-Versuche zeigten (in Übereinstimmung mit STUDENER 1947) keine wesentliche Änderung bei Kontraktion und Deplasmolyse. Dagegen zeigten die mit Neutralrot und DNP blockierten kontrahierten Protoplasten eine nicht unbedeutende Herabsetzung des Oberflächenpotentials; doch sind die Differenzen nicht gesichert und sollen daher hier nicht besprochen werden.

Tabelle 6. *Zellsaftviscosität (η) und Protoplasmapotential (ζ) während des Chemo-Reizplasmolyseverlaufs bei Hemiaulus hauckii* GRUN. *(Versuchstemperatur: 26° C ± 1°)*

Versuch	η (P)	% η der ungereizten Kontrollzelle	ζ (mV)	% ζ der ungereizten Kontrollzelle
Kontrolle, ungereizt	0,026	(100)	— 16	(100)
Kontraktionsmaximum in Rohrzuckerlösung	0,024	92	— 16	100
Deplasmolyse in Rohrzuckerlösung .	0,025	96	— 15	94
60 min nach DNP-Zugabe II (Rohrzuckerlösung)	0,024	92	— 14	88
240 min nach DNP-Zugabe II (Rohrzuckerlösuug)	0,025	96	— 15	94
Kontraktionsmaximum in Neutralrotlösung	0,023	88	— 11	69
Deplasmolyse in Neutralrotlösung . .	0,024	96	— 10	63
20 min nach DNP-Zugabe III (Neutralrotlösung)	0,022	85	— 9	56
180 min nach DNP-Zugabe III (Neutralrotlösung)	0,021	81	— 11	69
Kontraktionsmaximum in KNO_3-Lösung	0,023	88	—	—
Deplasmolyse in KNO_3-Lösung . . .	0,025	96	—	—

Die Viscositätsänderungen (Tabelle 6) endlich sind im gleichen Sinne wie bei den vorstehend geschilderten Versuchen zu verstehen. Sie stehen im Einklang mit Ergebnissen von FRITZ (1951), der bei Vitalfärbung mit Prune pure ebenfalls Viscositäts-(außerdem Permeabilitäts- und Resistenz-)Herabsetzung fand.

III. Der osmotische Wert bei Reizplasmolyse; Versuche mit *Hemiaulus hauckii* GRUNOW und *Skeletonema costatum* CLEVE

Bei den von BOGEN und FOLLMANN (1955) an Süßwasserdiatomeen durchgeführten Untersuchungen hatte sich gezeigt, daß der grenzplasmolytisch erhaltene osmotische Wert (O_g) keinen Aufschluß über die Konzentration osmotisch wirksamer Substanz im Zellsaft zu geben vermag; er ist regelmäßig höher (bis zu 30%) als der „reale" osmotische Wert (O_r), wie er im Mikroosmometer bestimmt werden kann. Grob angenäherte Übereinstimmung ergibt sich nur, wenn statt des O_g-Wertes der osmotische Wert nach Vergiftung des energieliefernden Stoffwechsels gemessen wird, d. h. nachdem das nichtosmotisch gebundene Wasser die Vacuole vollständig oder doch zum größten Teil verlassen hat (vgl. BOGEN und FOLLMANN 1955, S. 129).

Analoge Verhältnisse liegen bei den hier untersuchten marinen Planktondiatomeen vor; bei ihnen ist ja die übliche grenzplasmolytische Bestimmung des osmotischen Wertes wegen der sofort einsetzenden Reizplasmolyse nicht möglich. Erst im extremen Kontraktionszustand des Protoplasten kann ein osmotischer Wert ermittelt werden; dieser soll zur Unterscheidung als O_s-Wert bezeichnet werden.

Wie Tabelle 7 ausweist, stimmen die O_s-Werte in Kontrolle und Giftversuch vollständig überein, obgleich die zugehörigen Protoplastenvolumina um mehr als 10% differieren können (vgl. Abb. 6). Diese Tatsache unterstreicht die bereits früher vorgetragenen Bedenken gegen

Tabelle 7. *Die osmotischen Werte (O_s) bei Elektro-Reizplasmolyse (Skeletonema costatum* CLEVE*) und Chemo-Reizplasmolyse (Hemiaulus hauckii* GRUN.*). (O_s ist absolut, d. h. als Summe der Rohrzuckerkonzentration und der Seewasserkonzentration angegeben)*

Versuch	O_s(M)	% O_s der Kontrollzelle
Skeletonema costatum CLEVE		
Kontrolle, Kontraktionsmaximum	1,567	(100,0)
$NaAsO_2$-Zusatz, Kontraktionsmaximum	1,564	99,9
$NaAsO_2$/Histidin-Zusatz, Kontraktionsmaximum	1,563	99,7
Hemiaulus hauckii GRUN		
Rohrzuckerversuch, Kontraktionsmaximum	1,329	(100,0)
Rohrzucker/DNP-Versuch, Kontraktionsmaximum	1,326	99,8
Neutralrotversuch, Kontraktionsmaximum	1,321	99,4
Neutralrot/DNP-Versuch, Kontraktionsmaximum	1,322	99,5

Aussagen, die auf Grund der üblichen plasmolytischen Methoden über die osmotischen Verhältnisse in der Vacuole und über die Permeabilität der Grenzschichten des Protoplasten gemacht werden (BOGEN 1953, BOGEN und PRELL 1953, BOGEN und FOLLMANN 1955).

E. Besprechung der Ergebnisse

I. Die Reizplasmolyse als Folge nichtosmotischer Wasserverschiebungen

1. Die Protoplastenkontraktion

Es erübrigt sich, die Aufzählung der Argumente zu wiederholen, die gegen Permeabilitätserhöhung als *Ursache* der Kontraktion sprechen. Statt dessen sei lediglich auf die experimentellen Befunde über Viscositätsänderungen (S. 401), Änderungen des Grenzflächenpotentials (S. 402) und über Verstärkung der Kontraktion verwiesen, wie sie nach dem reizplasmolytischen Kontraktionsmaximum durch Anwendung starker hypotonischer Außenlösungen zu erzielen ist (S. 411). Diese, zusammen mit den entscheidenden Versuchen über die Empfindlichkeit der Restitutionsvorgänge (s. unten), sind nur unter der Annahme verständlich, daß durch die Reizaufnahme nichtosmotisch gebundenes Vacuolenwasser freigesetzt wird, das bei unveränderter Permeabilität der Grenzschichten die Vacuole auf osmotischem Wege verläßt (daher verstreichen bis zum Erreichen des Kontraktionsmaximums etwa 20 min). Die Volumabnahme des Protoplasten wird also durch den Zusammenbruch eines besonders labilen nichtosmotischen Systems *in der Vacuole* bewirkt. Dieser Zusammenbruch erfolgt auf die verschiedensten Reize hin, daher ist es möglich anzunehmen, daß das reiz*aufnehmende* System nicht in der Vacuole selbst, sondern im Cytoplasma liegt. Dabei ist bemerkenswert, daß die verschiedenen Stoffwechselgifte in den meisten Fällen selbst nicht reizauslösend wirken.

Die früher untersuchten Süßwasserdiatomeen, die nur vereinzelt Reizplasmolyse zeigen, können mit den marinen Planktondiatomeen nicht unmittelbar verglichen werden. In bezug auf das in der Vacuole nichtosmotisch gebundene Wasser ergibt sich jedoch weitgehende Übereinstimmung. Bei den ersteren verläßt dieses Wasser unter der Einwirkung der Stoffwechselgifte gleichfalls die Vacuole, so daß der (scheinbare) O_g-Wert absinkt. Dieses Absinken ist aber keine Reizreaktion, sondern die Folge einer Vergiftung des energieliefernden Stoffwechsels und daher *proportional dieser Giftwirkung*. Die wasserbindenden Vacuolenkolloide bedürfen hier zur Aufrechterhaltung ihres Wasserbindungsvermögens der Energiezufuhr; unterbleibt diese, so nimmt das Wasserbindungsvermögen allmählich ab.

Bei der Reizplasmolyse der marinen Formen dürfte die schnellere Abnahme des Wasserbindungsvermögens anderweitig bedingt sein, doch können hierüber kaum Vermutungen geäußert werden (reizreduzierte Enzymausschüttung? Thixotropie-Effekte?).

Im Ausmaß des Anteils nichtosmotisch gebundenen Wassers besteht wiederum Übereinstimmung: bei den marinen Arten etwa 40%, bei den Süßwasserdiatomeen etwa 30% (Bogen und Follmann 1955).

Von besonderer Wichtigkeit ist es, Aufschlüsse über die chemische Natur der Vacuolenkolloide zu gewinnen, die fast die Hälfte des gesamten Vacuolenwassers zu binden bzw. freizusetzen vermögen. Hier ist in erster Linie an das bei Diatomeen meist reichlich vorhandene *Leukosin* zu denken — eine Vermutung, die bereits Korshikov (1930) äußerte. In der Tat konnten an Hand anderweitiger Untersuchungen direkte Beziehungen zwischen Leukosingehalt und Wasserbindungsvermögen bzw. Wasseraufnahme nachgewiesen werden, wenn auch der chemische Aufbau und die chemisch-physikalischen Eigenschaften des Leukosins noch eingehender Analyse bedürfen (Follmann unveröffentlicht).

In den meisten Zellen höherer Pflanzen ist die Menge nichtosmotisch gebundenen Wassers geringer (z. B. Epidermen von *Taraxacum*, *Rhoeo* usw.; Bogen 1953). Hier scheinen die wasserbindenden Kolloide nicht nur in geringerer Menge vorzuliegen, sondern auch anderer Natur zu sein. Vielleicht spielen *Lezithine* (bei *Iris*; Bünning 1949) oder *Glykoproteide* (bei *Triticum*; Jeremias 1956) eine Rolle.

Ihnen gegenüber besitzen die *Boraginaceen*-Blütenblattzellen offenbar in großer Menge *Pektine* als Quellsubstanz; bei Reizung gehen sie in ein große Teile des Zellumens ausfüllendes Gel über (Kenda und Weber 1952). Der Extremfall schließlich scheint bei gewissen *Cyanophyceen* vorzuliegen; sie enthalten eine *glykogen*-ähnliche Quellsubstanz im Zentralkörper (Endoplast) von vornherein in Gelform; diese bestimmt sehr wahrscheinlich den gesamten Wasserhaushalt und „Turgor" (Drawert 1949).

2. Die Protoplastenexpansion

Die Volumzunahme der Vacuole, die bei der Erholung einsetzt, ist die Folge einer metaosmotischen Wasseraufnahme: der Stoffwechsel liefert energiereiche Verbindungen, die die ursprüngliche Form der Vacuolenkolloide und damit ihr Wasserbindungsvermögen wiederherstellen. Sie kann demzufolge durch Stoffwechselgifte unterbunden oder doch weitgehend behindert werden.

Aus der Tatsache, daß bei verschiedenen Diatomeenarten *verschiedene* Stoffwechselgifte maximale Effekte zeitigen [z. B. Phosphorylierungsgifte bei *Hemiaulus* (Chemo-Reizplasmolyse); SH-Enzymgifte bei *Skeletonema* (Elektro-Reizplasmolyse)], kann geschlossen werden, daß nicht ein spezieller Zweig dieses Stoffwechsels, etwa analog der „Salzatmung" Lundegårdhs (1954), sondern der gesamte Energiestoffwechsel der Zelle in den Dienst der Wasseraufnahme tritt. Darin stimmen die hier untersuchten marinen Planktondiatomeen nicht nur

mit den früher bearbeiteten Süßwasserdiatomeen überein (BOGEN und FOLLMANN 1955), sondern auch mit den Zellen höherer Pflanzen (BOGEN 1953, BOGEN und PRELL 1953). Der Wiederaufbau des Wasserbindungsvermögens dürfte also weiter verbreitet und einheitlicher sein als die Mechanismen, die zu seiner Zerstörung führen, nämlich Reizvorgänge bei den marinen Diatomeenformen, Vergiftung des Stoffwechsels bei den Süßwasserformen und höheren Pflanzen. Gleichwohl ist auch bei letzteren vereinzelt Reizplasmolyse zu beobachten — ein Zeichen, daß der Zusammenbruch des wasserbindenden Systems auf Reizung hin wenigstens prinzipiell überall möglich ist. Vielleicht fehlt bei den nichtempfindlichen Formen zwar nicht das reizaufnehmende System, wohl aber das vermittelnde Agens.

Von ökologischen und entwicklungsphysiologischen Faktoren sind die geschilderten Abläufe allem Anschein nach weitgehend unabhängig: sie traten bei periodischen und perennierenden Formen sowohl während der Vegetationsmaxima und -minima gleichviel und gleichstark auf.

II. Beziehungen zu Kappenplasmolyse und Vacuolenkontraktion

Kappenplasmolyse und Vacuolenkontraktion unterscheiden sich von der Reizplasmolyse darin, daß außer der Verringerung des Vacuolenvolumens eine Zunahme des Protoplastenvolumens eintritt. Die bei der Reizplasmolyse analysierten Vorgänge vermögen zur Erklärung dieser „Plasmaquellung" nichts beizutragen. Darüber sind gesonderte Untersuchungen im Gange. Hingegen herrscht völlige Übereinstimmung hinsichtlich der Volumverringerung der Vacuole. In allen drei Fällen wird sie durch Reize (verschiedenster Art) ausgelöst; sie besteht in der Abgabe von Wasser, das mit nichtosmotischen Kräften in der Vacuole gebunden war (und ist nicht notwendig mit einer Permeabilitätsveränderung verbunden). Ferner ist sie reversibel. Die umgekehrt ablaufende Wasseraufnahme ist energiebedürftig und metaosmotischer Art. Sie kann bei der Reizplasmolyse durch Stoffwechselgifte gehemmt werden. Daß das gleiche für Kappenplasmolyse und Vacuolenkontraktion zutrifft, wird a. a. O. veröffentlicht werden.

In der I. Mitteilung war die allgemein gehaltene Formulierung gebraucht worden: „für die Volumverringerung der Vacuole, die auf nichtosmotische Weise erreicht wird, halten wir eine Entquellung von Vacuolenkolloiden für wahrscheinlich". Sie wird durch die hier vorgelegten Befunde bestätigt und kann dahingehend erweitert werden, daß diese Vacuolenkolloide in der Struktur labil sind und zur Aufrechterhaltung ihres (nichtosmotischen) Wasserbindungsvermögens der Energiezufuhr aus dem Stoffwechsel bedürfen.

Danach scheint bei Kappenplasmolyse und Vacuolenkontraktion das Plasma lediglich bei der Reizaufnahme, nicht aber bei der Wasser-

bindung der aktive Teil zu sein; vermutlich „entreißt" es nicht der Vacuole das nichtosmotisch gebundene Wasser, sondern es nimmt lediglich das aus der Vacuole freigesetzte Wasser auf.

Zusammenfassung

1. An drei perennierenden und zwei periodischen Adria-Arten wurde die Reizplasmolyse mariner Planktondiatomeen experimentell untersucht.

2. Zwischen der Wirkung verschiedener chemischer und physikalischer Reize bestehen bei den einzelnen Arten nur graduelle, keine prinzipiellen Unterschiede.

3. Da die Zellsaftviscosität während der Kontraktion fällt, das Plasmapotential unverändert bleibt, die Deplasmolyse durch mehrere Stoffwechselgifte hemmbar ist und im Kontraktionsmaximum durch hypertonische Lösungen noch stärkere Kontraktion erzielt werden kann, ergibt sich für den Reizplasmolyse-Ablauf folgendes Schema:

a) Freisetzung vorher nichtosmotisch gebundenen Vacuolenwassers durch reizinduzierten Zusammenbruch eines labilen Vacuolenkolloid-Systems;

b) Wasserverlust des Protoplasten auf dem Diffusionsweg: der Protoplast schrumpft (= Reizplasmolyse);

c) energiebedürftige Rückdehnung des Protoplasten infolge metaosmotischer Wasseraufnahme (= „Reizdeplasmolyse"); letztere wird von mehreren Zweigen des allgemeinen Energiestoffwechsels der Zelle kontrolliert.

4. In der Diskussion werden die Mechanismen der Wasserabgabe und Wiederaufnahme sowie die Beziehungen zu verwandten Erscheinungen bei Süßwasserdiatomeen, Blaualgen und höheren Pflanzen, insbesondere zu Kappenplasmolyse und Vacuolenkontraktion erörtert.

Literatur

D'Ancona, U., A. Faganelli, F. Ranzoli e V. Marchesoni: Il trofismo della laguna Veneta e la vivificazione marina. Arch. oceanograf. limnol. (Venezia) **9**, 1 (1954). — Astrup, T., and N. Alkjaersig: Classification of proteolytic enzymes by means of their inhibitors. Nature (Lond.) **169**, 14 (1952). — Bank, O.: Entmischung der gefärbten Vakuolen-Kolloide durch Farbstoffe. Protoplasma (Berl.) **27**, 367 (1937). — Barger, G.: Eine mikroskopische Methode zur Bestimmung des Molekulargewichts. In Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Teil III, Abt. A, S. 729. Berlin 1938. — Bauer, L.: Über das Verhalten von Diatomeen in hyper- und hypotonischen Medien. Arch. Protistenkde (Berl.) **91**, 267 (1938). — Benecke, W.: Über farblose Diatomeen der Kieler Förde. Jb. wiss. Bot. (Lpz.) **35**, 107 (1900). — Bogen, H. J.: Über Kappenplasmolyse und Vakuolenkontraktion. I. Die Wirkung von LiCl und Neutralrot und ihre Abhängigkeit von der Konzentration und dem osmotischen Wert. Planta (Berl.) **39**, 1 (1951). — Beiträge zur Physiologie der nichtosmotischen Wasseraufnahme. Planta (Berl.) **42**, 140 (1953). — Nichtosmotische Aufnahme von

Wasser und gelösten Anelektrolyten. Ber. dtsch. bot. Ges. (Berl.) **69**, 209 (1956). — BOGEN, H. J., u. G. FOLLMANN: Osmotische und nichtosmotische Stoffaufnahme bei Diatomeen. Planta (Berl.) **45**, 125 (1955). — BOGEN, H. J., u. H. PRELL: Messung nichtosmotischer Wasseraufnahme an plasmolysierten Protoplasten. Planta (Berl.) **41**, 459 (1953). — BROCKMANN, C.: Über das Verhalten der Planktondiatomeen des Meeres bei Herabsetzung der Konzentration des Meerwassers usw. Wiss. Meeresunters. (Kiel), N. F. **8**, 1 (1906). — BÜNNING, E.: Über quellbare Zellsaftkolloide in *Iris*blättern. Planta (Berl.) **37**, 341 (1949). — CHADEFAUD, N.: Le mécanisme de la turgescence des cellules des algues bleues. C. r. Soc. Biol. (Paris) **124**, 1171 (1937). — CHOLNOKY, B. v.: Über die Wirkung von hyper- und hypotonischen Lösungen auf einige Diatomeen. Internat. Rev. Hydrobiol. u. Hydrograph. (Wien) **19**, 452 (1928). — DANIELLI, J. F.: Morphological and molecular aspects of active transport. Symposia Soc. Exper. Biol. **8**, 502 (1954). — DRAWERT, H.: Zellmorphologische und zellphysiologische Studien an Cyanophyceen. I. Literaturübersicht und Versuche mit *Oscillatoria borneti* ZUKAL. Planta (Berl.) **37**, 161 (1949). — ERCEGOVIČ, A.: Etudes qualitative et quantitative du phytoplancton dans les eaux côtieres de l'Adriatique oriental etc. Acta adriat. (Split) **1**, 9 (1936). — Weitere Untersuchungen über einige hydrographische Verhältnisse und über die Phytoplanktonproduktion usw. Acta adriat. (Split) **2**, 3 (1940). — FITTING, H.: Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle. Jb. wiss. Bot. (Lpz.) **56**, 1 (1915). — Untersuchungen über isotonische Quotienten und ihren Nutzen für Permeabilitätsbestimmungen. Jb. wiss. Bot. (Lpz.) **57**, 553 (1917). — FOLLMANN, G.: Die Beziehungen zwischen Reizplasmolyse und nichtosmotischen Wasserverschiebungen. Naturwiss. (Berl.) **42**, 633 (1955). — Die Permeabilitätsreihe von *Leptocylindrus adriaticus* SCHROEDER und das Problem der „spezifischen Diatomeenpermeabilität". Naturwiss. (Berl.) **43**, 306 (1956). — Über Aufnahme und Bindung von Wasser und Anelektrolyten durch die Diatomeenzelle. Unveröffentlicht. — FRITZ, A.: Plasmaviskosität, -permeabilität und -resistenz bei Vitalfärbung mit Prune pure. Sitzgsber. österr. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl., Abt. I **160**, 789 (1951). — FRITZE, E.: Die elektrische Ladung suspendierter Zellen. Naturwiss. (Berl.) **39**, 25 (1952). — GROSS, F.: The osmotic relations of the plancton diatom *Ditylum brightwellii* WEST. J. Mar. Biol. Assoc. (Plymouth) **24**, 381 (1940). — HACKETT, D. P., and K. V. THIMANN: The nature of auxin-induced water uptake by potato tissue. Amer. J. Bot. **39**, 553 (1952). — HÖFLER, K.: Eine plasmolytisch-volumetrische Methode zur Bestimmung des osmotischen Wertes von Pflanzenzellen. Denkschr. Wien. Akad., Math.-naturwiss. Kl. **95**, 99 (1918). — HUSTEDT, F.: Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. In RABENHORSTs Kryptogamenflora, Bd. 7, S. 1. Leipzig 1930. — JEREMIAS, K.: Zur Physiologie der Frosthärtung. Planta (Berl.) **47**, 81 (1956). — KENDA, G., u. F. WEBER: Rasche Vakuolenkontraktion in *Cerinthe*-Blütenblattzellen. Protoplasma (Wien) **41**, 458 (1952). — KORSHIKOV, A. A.: On the origin of the diatoms. Beih. Bot. Zbl. (Dresden) I **46**, 460 (1930). — LATIES, G. G.: The role of pyruvate in the aerobic respiration of barley roots. Arch. of Biochem. **20**, 284 (1949). — The osmotic inactivation in situ of plant mitochondrial enzymes. J. of Exper. Bot. **5**, 49 (1954). — LIVINGSTON, B. E.: The role of diffusion and osmotic pressure in plants. Chicago 1903. — LOUB, W.: Über die Resistenz verschiedener Algen gegen Vitalfarbstoffe. Sitzgsber. österr. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl., Abt. I **160**, 829 (1951). — LUNDEGÅRDH, H.: Anion respiration. Symposia Soc. Exper. Biol. **8**, 262 (1954). — OSTERHOUT, W. J.: Protoplasmic contractions resembling plasmolysis which are caused by pure distilled water. Bot. Gaz. **55**, 446 (1913). — PEKAREK, J.: Absolute Viskositätsbestimmung mit Hilfe der BROWNschen Molekularbewegung. I. Prinzip und Methode, Voraussetzungen und Fehlerquellen der Messungen. Protoplasma (Berl.) **10**, 510 (1930). —

V. Plasmolyse und Zellsaftviskosität. Protoplasma (Berl.) **18**, 1 (1933). — VIII. Die Zellsaftviskosität in ihrer Abhängigkeit von Temperatur und Licht. Protoplasma (Berl.) **24**, 24 (1935). — PRAT, S.: Stimulation plasmolysis on marine algae. Acta adriat. (Split) **4**, 1 (1934). — ROTHSTEIN, A.: The enzymology of the cell surface. Protoplasmatologia (Wien) II, E **4**, 1 (1954). — SCHÜTT, F.: Die Peridineen der Planktonexpedition. I. Ergebnisse Planktonexped. Humboldt-Stiftung (Kiel) **1**, 1 (1895). — STADELMANN, E.: Eine verbesserte Durchströmungskammer. Protoplasma (Wien) **40**, 617 (1951). — Plasmolyse und Deplasmolyse. In Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. II, S. 71. Berlin 1956. — STÅLFELT, M. G.: The relation between the fluidity of the protoplasm and the insertion and function of the leaves. Physiol. Plantarum (Copenh.) **7**, 354 (1954). — STUDENER, O.: Über die elektroosmotische Komponente des Turgors und über chemische und Konzentrationspotentiale pflanzlicher Zellen. Planta (Berl.) **35**, 427 (1948). — UMRATH, K.: Über elektrische Potentiale und Aktionsströme von *Valonia macrophysia*. Protoplasma (Berl.) **31**, 184 (1938). — WILLIAMS, W. T.: A new theory of the mechanism of stomatal movement. J. exper. Bot. (Oxford) **5**, 343 (1954).

Dr. GERHARD FOLLMANN, Braunschweig,
Botanisches Institut der Technischen Hochschule, Humboldtstr. 1

Planta, Bd. 48, S. 418—452 (1957)

Aus dem Forstbotanischen Institut München

DER TAGESGANG DER „PRODUKTIVITÄT DER TRANSPIRATION"

Von

WERNER KOCH

Mit 33 Textabbildungen

(Eingegangen am 16. August 1956)

Einleitung und Problemstellung

Als Produktivität der Transpiration (P.d.T.) bezeichnet besonders das landwirtschaftliche Schrifttum das Verhältnis zwischen Trockensubstanzerzeugung und Transpiration von Landpflanzen. Der Begriff geht von der Erwägung aus, daß bei der Aufnahme des Kohlendioxydes durch die Spaltöffnungen zwangsläufig Wasserdampf entweicht, so daß die Vorgänge der Transpiration und Assimilation bis zu einem gewissen Grade gekoppelt sind. Mit je weniger Wasserverbrauch dabei ein bestimmter Stoffgewinn erzielt wird, desto produktiver erscheint die unvermeidliche Transpiration.

Im Zuge der Wasserverknappung gewinnt diese ökologische Kennziffer erhöhte Bedeutung: man fordert von Land- und Forstwirtschaft Sorten und Bedingungen, welche die Erzeugung von Trockensubstanz mit relativ wenig Wasser gewährleisten.

Daß in dieser Hinsicht Unterschiede bestehen, haben u. a. EIDMANN und POLSTER gezeigt, nach denen unter den heimischen Forstgehölzen Eiche und Birke für die gleiche Holzproduktion bis zu doppelt so viel Wasser verbrauchen wie Douglasie und Buche.

Bisher ist die P.d.T. fast ausnahmslos nur für den Durchschnitt längerer Zeiträume, meist die ganze Vegetationsperiode, ermittelt worden. STOCKER hat in den *„Tabulae Biologicae"* einige Werte zusammengetragen, welche sich meist zwischen 200 und 1000 g Wasserverbrauch pro Gramm Stoffproduktion bewegen. Lediglich POLSTER unternahm den Versuch, aus seinen mit bewunderungswürdigem Fleiß ermittelten Tagesgängen der Assimilation und Transpiration, *Schwankungen im Tagesgang der P.d.T.* festzustellen, ohne jedoch den Gesamtverlauf der P.d.T. während eines ganzen Tages darzustellen.

Die inzwischen entwickelten Registriermethoden für Assimilation und Transpiration eröffnen nun viel bessere Möglichkeiten, den Tagesgang der P.d.T. lückenlos zu verfolgen und seine Gesetzmäßigkeiten zu analysieren. Das ist Aufgabe folgender Arbeit.

A. Methodik

1. Analysengeräte

Die CO_2- bzw. Assimilationsregistrierung erfolgte mit dem *Ultrarotabsorptionsschreiber* (URAS), die Wasserdampf- bzw. Transpirationsregistrierung mit dem *Thermoflux*. Da die Arbeitsweise jedes der beiden Geräte bereits genau beschrieben ist (Literatur für CO_2-Schreibung bei EGLE u. ERNST 1949, HUBER 1950, TRANQUILLINI 1952, NUERNBERGK 1955; für Wasserdampfschreibung HUBER und MILLER 1954), brauche ich hier nur auf einige Besonderheiten einzugehen, welche in erster Linie die gleichzeitige Registrierung der beiden Gaswechselvorgänge notwendig macht. Zunächst ist von einer besonders für die Wasserdampfschreibung wesentlichen Verbesserung der Leitungswege zu berichten.

2. Entnahme der Luftproben

Ein neues Industrieerzeugnis, Schläuche aus dem *durchsichtigen* Polyvinylchlorid-Kunststoff *Vinylan*, erwies sich als ideal für unsere Zwecke. Diese Schläuche haben eine lichte Weite von 5 mm. Die Durchsichtigkeit ermöglicht es, evtl. Kondensationen im Innern und Verstopfungen durch mitangesaugte kleine Insekten festzustellen. Im Gegensatz zu den alten, früher verwendeten Schlauchleitungen wurde die Gesamtlänge von 65 m von einem ungeteilten Schlauch bestritten. Auf diese Weise läßt sich am sichersten erreichen, daß keine Undichtigkeiten auftreten und der Leitungswiderstand nicht infolge vieler Zwischenkopplungen zu groß wird. Die bei Wasserdampfschreibung unerläßliche *Beheizung der Schläuche* erfolgt durch einen Chromnickel-Heizdraht mit 0,75 mm^2 Leitungsquerschnitt und einem Widerstand von 2,47 Ohm/m. Das ergibt auf die ganze Länge einen Gesamtwiderstand von 160 Ohm und eine Leistungsaufnahme von rund 300 W. Bei Schläuchen mit anderen Längen sorgt man durch entsprechende Wahl des Leitungsquerschnittes und evtl. Vorwiderstände dafür, daß die Leistungsaufnahme pro Längeneinheit wie in diesem Fall — also mit rund 5 W/m — gegeben ist. Für die Heizdrähte der kurzen Leitungen dienen zweckmäßig die Heizungen der langen gleich als Vorwiderstände, werden mit diesen also in Reihe geschaltet. Durch eine Leistungsaufnahme von rund 5 W/m erreicht man, daß die Temperatur im Schlauch um einige Grad höher ist als die Außentemperatur. Dies genügt bereits, um Kondensationen zu vermeiden. Die *Einbringung* des ebenfalls ungeteilten *Heizdrahtes* gelingt mit Hilfe eines starken Elektromagneten. Mit diesem kann ein Zwirn, der an einem Eisennagel hängt, durch die ganze Länge des Schlauches gezogen werden. Daran läßt sich dann eine dünne Schnur und an dieser leicht der Draht nachziehen.

Die *Zuführung des elektrischen Stromes* wird durch besondere Endstücke erreicht, die nach verschiedenen vergeblichen Bemühungen nun eine endgültige Form gefunden haben dürften. Ihre Beschaffenheit geht aus den Abb. 1 und 2 hervor. Am Ende der Leitung steckt jeweils ein Kupferrohr (1) von 3 cm Länge, einem äußeren Durchmesser von 5 mm und einer lichten Weite von 3 mm zur Hälfte im Schlauch. In der Mitte des Kupferrohres ist in den Mantel eine 0,5 mm tiefe Rinne (2) ringsherum eingefeilt. In diese Vertiefung wird das abisolierte freie Ende der Litze des Netzanschlusses in einer Schlinge eingelegt, verdrillt (3) und eingelötet. Die Litze vom Endstück der Ansaugstelle läuft, mit Tesafilm an der Leitung befestigt, zum anderen Endstück, um mit dessen Litze gemeinsam in einen Gerätestecker einzutreten. Der Heizdraht selbst wird in eine 1 cm lange, eingesägte Längsvertiefung (4) eingelegt, nachdem man das Ende etwas breitgeklopft hat, und ebenfalls verlötet. Auf das herausragende Kupferrohr wird ein 3 cm langes Schlauchstück (5) fest aufgesteckt und die Nahtstelle mit Plexigum versiegelt. In dieses Endstück kommt an der Ansaugstelle ein kleiner Trichter, der das Eindringen von Regenwasser in

die Leitung verhindert, am anderen Ende dient es als Geräteanschlußstutzen. Alle übrigen beheizten Leitungen besitzen die gleichen Endstücke.

Den selbsttätigen Anschluß verschiedener Leitungswege besorgt wie üblich ein *Gasumschalter* (*G* in Abb. 3). Infolge der Trägheit des Thermoflux müssen wir uns mit einem Wechsel alle 8 min begnügen. Würde auch die Wasserdampfschreibung von einem zweiten URAS übernommen (vgl. HUBER und MILLER 1954), so könnte die Schaltzeit auf höchstens 2 min verkürzt werden. Die jeweils nicht angeschlossenen Leitungen werden über einen eigenen Weg im Gasumschalter durch eine zusätzliche Pumpe dauernd abgesaugt, um Stauungen zu vermeiden.

Da auch im Gasumschalter Kondensationsgefahr besteht, ist dieser in einem Schutzkasten aus Holz eingebaut und mit einer Heizdrahtwendel von 25 W versehen. Sämtliche Anschlüsse für Gasleitungen befinden sich innerhalb des Kastens. Als praktisch hat es sich herausgestellt, den Netzanschluß für Heizung und Motor getrennt anzulegen, um den Motor allein ein- und ausschalten zu können. Vom Gasumschalterausgang führt eine beheizte Leitung zum Thermoflux. Diese steht mit einem *Unterdruckventil* (*U* in Abb. 3) in Verbindung, da während des Umschaltens auf eine andere Leitung, eines Vorganges von etwa einer Minute, der Gasumschalterausgang blockiert ist und ohne dieses Ventil ein schädlicher Unterdruck im System

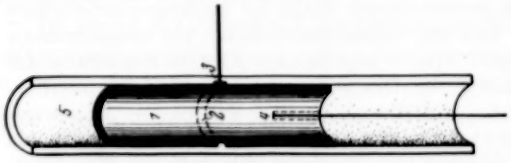

Abb. 1. Schematischer Längsschnitt durch ein Endstück der Ansaugleitungen

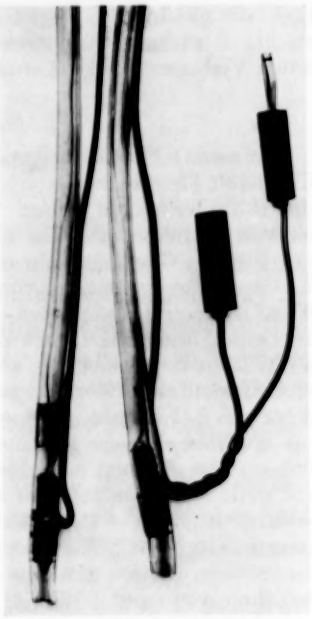

Abb. 2. Endstücke einer Ansaugleitung

zwischen Gasumschalter und Pumpen entstehen würde (die Pumpen arbeiten ja unentwegt weiter). Der Widerstand des Ventils ist so bemessen, daß er etwas größer als der Widerstand der Ansaugleitung ist. Wächst der Unterdruck im System an, dann wird dieser Widerstand überwunden und die Luft nun eine Minute lang direkt über dieses Ventil angesaugt. Praktisch besteht das Unterdruckventil aus einer Waschflasche, die bei langen Leitungen mit Quecksilber, bei kurzen mit Schleiföl gefüllt ist und durch deren Tauchrohr sich der notwendige Widerstand einstellen läßt.

Auch der Schutzkasten des Thermoflux wird innen mit 100 W beheizt. Die Temperatur wird mit einer Thermostatenschaltung auf 25° konstant gehalten. Mit der gleichen Einrichtung ist der URAS versehen.

Im Thermofluxschutzkasten gabelt sich die Leitung. Der eine Zweig tritt in den Thermoflux selbst ein, der andere ist mit dem URAS-Eingang verbunden. Letztere Leitung ist nicht mehr geheizt, da der Wasserdampf ohnehin vor dem Eintritt in den URAS mit Hilfe von Silicagel (*T*) entfernt werden muß.

Der URAS befindet sich auf der Druckseite der Pumpe, der Thermoflux auf der Saugseite. Da die Pumpenleistung nicht wünschenswert gleichmäßig ist, der

Thermoflux aber eine mengenabhängige Größe, die pro Volumeinheit freiwerdende Hydratationswärme der konzentrierten Schwefelsäure mißt, und somit diese Messung abhängig von der Strömungsgeschwindigkeit ist, bestand schon immer das Bedürfnis nach einem *Kontrollgerät zur Überwachung und Registrierung der Strömungsgeschwindigkeit.*

Es gelang mit einfachen Mitteln ein solches Gerät zu entwickeln. An Hand der Abb. 4 sei Bau- und Funktionsweise geschildert. Das Grundgerät ist ein Riesenfeldscher Strömungsmesser, der für den besonderen Zweck umgebaut wurde. Die Schenkel des Strömungsmessers sind bis zu ihrer halben Höhe mit rotem Schleiföl (*S*) gefüllt. Hinter einem der beiden Schenkel befindet sich eine zu ihm parallel verlaufende spaltförmige Blende (*B*). Diese wird von einem grünen Filter (*F*) aus Glas oder Celluloid bedeckt. Dahinter kommt eine Photozelle (*P*) nach Lange mit ihrer lichtempfindlichen Seite dem Schenkel zugekehrt. Bestrahlt man nun den Meniscus von vorn mit einer starken

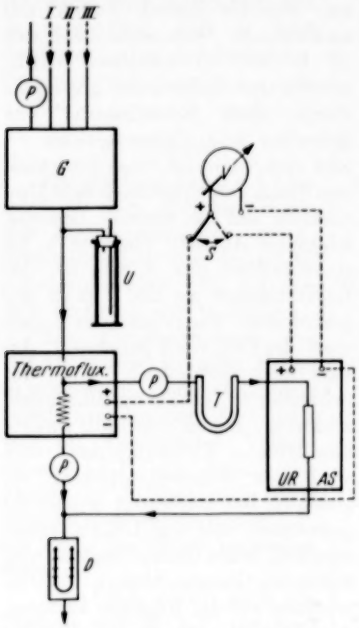

Abb. 3. Schema der Geräteanordnung zur Parallelregistrierung

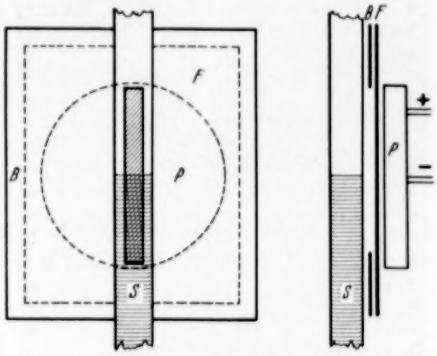

Abb. 4. Anordnung der selbsttätigen Druckregistrierung

Lampe, so kann das Licht nur durch den über dem Meniscus gelegenen Teil des Spaltes zur Photozelle gelangen, da das Licht unterhalb des Meniscus nach Durchgang durch die rote Ölschicht nur noch rote Strahlen enthält und diese nicht durch ein Filter von grüner Farbe als ihrer Komplementärfarbe durchtreten können. Meniscusschwankungen müssen sich so mit als Lichtintensitätsschwankungen auswirken und diese können nun mit Hilfe der Photozelle ohne weiteres in Spannungsschwankungen transformiert werden. Ein Einfachschreiber mit zwei Registrierungen in der Minute dient als Registriergerät. Selbstverständlich kann das Gerät auch geeicht werden. Als Beispiel wurde ein Registrierstreifen der Druckregistrierung abgebildet (Abb. 5), an dem sich die Arbeitsweise der Pumpen genau verfolgen läßt. Das Gerät (*D*) schließt man zweckmäßig am Ende der ganzen Anlage nach Zusammenfassung der beiden Endzweige an.

3. Registrierung

Die Registrierung der CO_2- und Wasserdampfwerte erfolgt mit einem Sechsfarbenschreiber (*S* in Abb. 3) der Firma Hartmann und Braun (Typ Th 6 C). Die Markierung der Werte geschieht durch den Zeiger des Galvanometers, der als

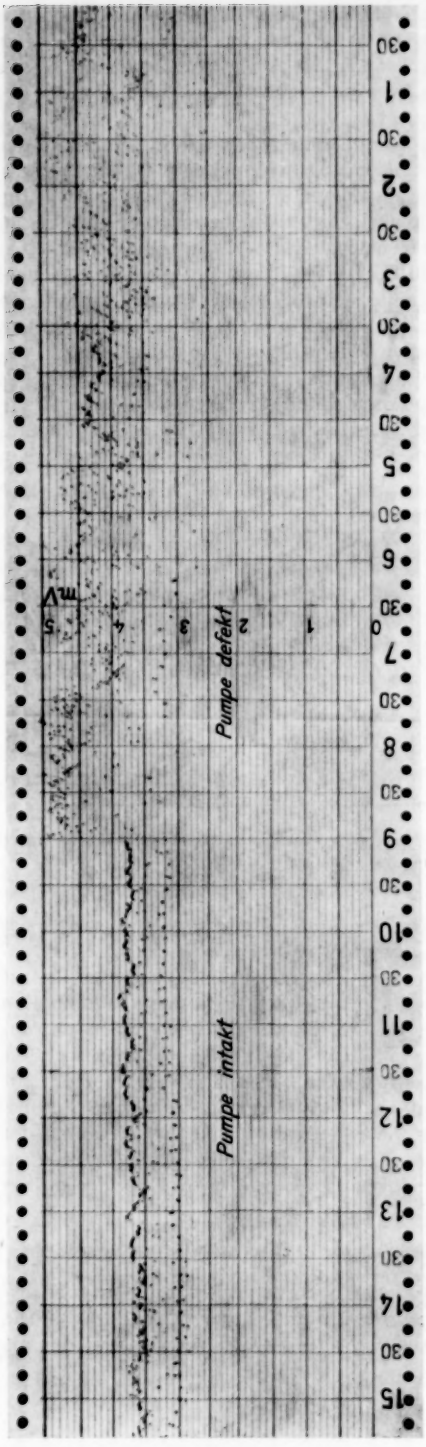

Abb. 5. Registrierstreifen der selbsttätigen Druckregistrierung

Fallbügel fungiert und beim Fallen auf ein Farbband aufschlägt, unter dem der Registrierstreifen mit einer Geschwindigkeit von 1 cm in 30 min vorbeigezogen wird. Der Rhythmus des Bügelfalles und des Anschlußwechsels zwischen URAS und Thermoflux wird vom Gasumschalter, der zu diesem Zweck mit zusätzlichen Kontakthebelarmen (*K* in Abb. 6) versehen wurde, mittels Quecksilberrelais gesteuert. Durch diese Koordination von Schreiber und Gasumschalter ergibt sich während eines Intervalls von 8 min, gerechnet nach dem Umschalten auf die nächste Leitung, folgender Ablauf: Von der 1. bis einschließlich der 5. min ist das Galvanometer an den URAS angeschlossen. Zu Beginn der 6. min wird der CO_2-Wert registriert, das Farbband gewechselt und der Schreiber an den Thermoflux angeschlossen. Dieser Anschluß währte eine Minute. Zu Beginn der 8. min wird der Wasserdampfwert registriert, das Farbband wiederum gewechselt und auf URAS umgeschaltet. Kurz darauf beginnt von seiten des Gasumschalters das Umschalten auf die folgende Leitung. Am Ende der 8. min ist dies beendet und das nächste Intervall folgt. In Abb. 6 sind diese Verhältnisse veranschaulicht. Die gleiche Saugstelle kommt daher alle 24 min zur Registrierung. Damit wird für jede der 3 Meßstellen die Registrierdichte von 5 Werten pro Stunde bzw. 120 Werten pro Tag (je zur Hälfte CO_2- und Wasserdampfregistrierungen) erreicht. Insgesamt werden also innerhalb von 24 Std 360 Werte registriert, eine Leistung, die selbst bei größter Anstrengung durch Einzelanalysen nicht zu erreichen ist. Dabei ist zu bedenken, daß diese Punktdichte noch vervierfacht werden kann, wenn an Stelle des Thermoflux ein weiterer URAS zur Wasserdampfschreibung zur Verfügung steht.

Dies wäre auch aus anderen Gründen erstrebenswert, da dann beide Werte in gleichen Dimensionen registriert werden können, was vom Standpunkt der Meßtechnik und der Auswertung günstiger ist. Außerdem ist der URAS als ein Gerät zur Dichtebestimmung unabhängig von der Strömungsgeschwindigkeit — ein besonders großer Vorteil —, in der Wartung viel anspruchsloser und einfacher als der Thermoflux, und zu guter Letzt läßt sich seine Empfindlichkeit noch so vergrößern, daß er auch Sonderaufgaben der Transpirationsmessung gewachsen sein dürfte.

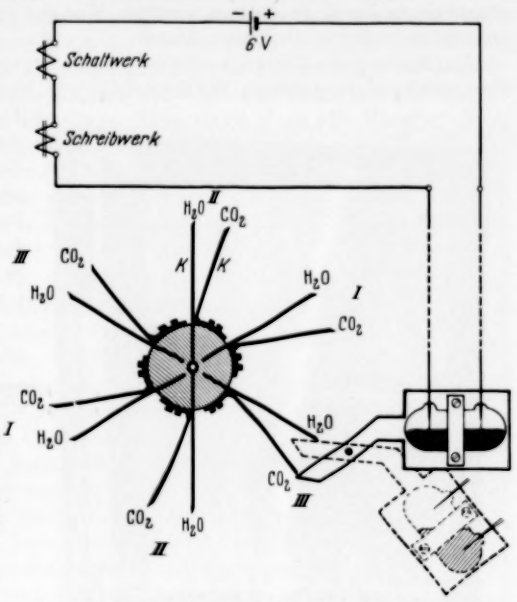

Abb. 6. Fremdsteuerung des Sechsfarbenschreibers durch den Gasumschalter

4. Eichung

Die *Eichung des URAS* erfolgt in der üblichen Weise mit Eichgasgemischen, die in Spezialflaschen von der BASF geliefert werden. Es standen drei Eichgase zur Verfügung.

Die Empfindlichkeit des URAS wurde in allen Fällen so eingestellt, daß das Eichgas mit dem niedrigsten CO_2-Gehalt von 22 Tausendstel Volumprozent (T.P.) am Beginn der Skala, die 50 Skalenteile (Skt) umfaßt, das höchste mit 48 T.P. am Ende der Skala registriert wurde.

Außerdem stand noch ein Eichgas mit 36 T.P. zur Verfügung.

Die Eichungen wurden wöchentlich vorgenommen. Da es nicht immer gelingt, mit dem Eichgas den gleichen Skalenwert zu erreichen, wurde ein Mittelwert für die Empfindlichkeit aus allen Eichungen gebildet, der 0,52 T.P./Skt beträgt. Dieser Wert ist mit einem mittleren Fehler von $\pm$ 0,0016 T.P.

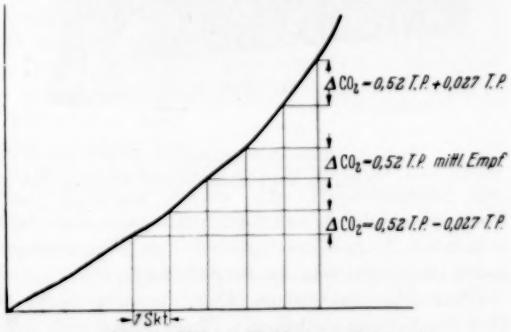

Abb. 7. URAS-Eichkurve (Schema)

bzw. mit einem mittleren relativen Fehler von $\pm$ 0,3% behaftet, was vollkommen vernachlässigt werden kann. Da die Eichkurve nicht streng linear ist, wurde dieser Mittelwert auf die mittlere Empfindlichkeit zwischen 15 Skt der Variationsbreite, innerhalb derer die CO_2-Werte während eines Tages variieren, bezogen. Die Empfindlichkeit nimmt in diesem Bereich von der unteren bis zur oberen Grenze um 10% ihres Anfangswertes zu. Das bedeutet, daß die oberen Werte des Bereiches etwas zu klein und die unteren etwas zu groß sind. Die größtmögliche Abweichung vom wahren Wert, die dadurch entstehen kann, beträgt 0,027 T.P. Ein CO_2-Gefälle, dessen Wert in Galvanometerausschlägen ausgedrückt 1 Skt beträgt

und am oberen Ende des Variationsbereiches angrenzt, ist um 5% (= 0,027 T.P.) zu klein; umgekehrt um 5% zu groß, wenn es am unteren Ende angrenzt. Um dies anschaulich darzustellen, sei die Abb. 7 beigegeben. Die daraus resultierende geringfügige Verzerrung der Ergebnisse muß in Anbetracht der großen Arbeitsersparnis in Kauf genommen werden. Wie sich später zeigen wird, ist dies auch aus einem anderen Grunde zulässig.

Die *Eichung des Thermoflux* ist apparativ ungleich schwieriger als die des URAS. Sie beruht auf dem Prinzip der Kältefalle (vgl. HUBER und MILLER). Ein bei hoher Temperatur mit Wasserdampf gesättigter Luftstrom wird durch ein Wasserbad mit genau definierter niedrigerer Temperatur gesaugt. Der Luftstrom verläßt dieses mit der Wasserdampfdichte, die der Sättigung bei dieser Temperatur entspricht. Durch Veränderung der

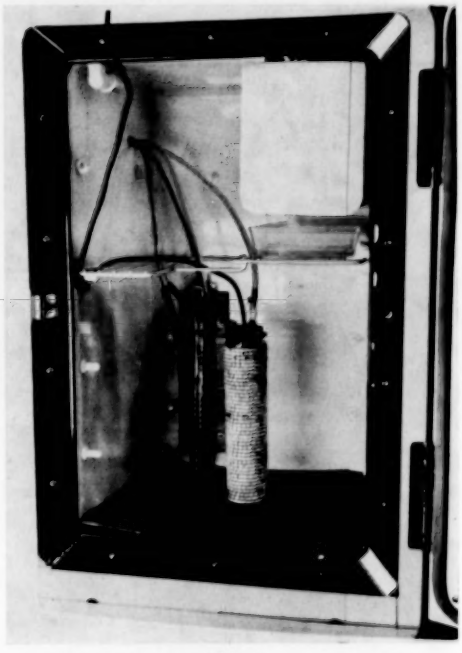

Abb. 8

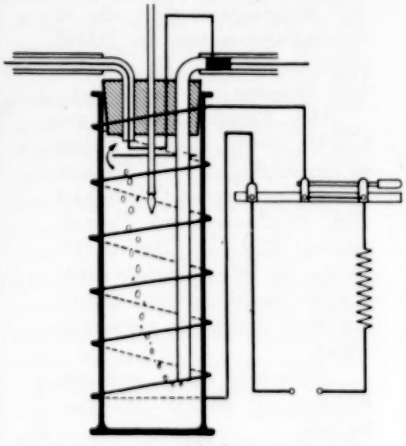

Abb. 9

Abb. 8. Inneneinrichtung des Eisschrankes zur Eichung des Thermoflux
Abb. 9. Waschflasche zur Eichung des Thermoflux (Kältefalle)

Temperatur des Wasserbades läßt sich eine Reihe genau definierter Eichpunkte erhalten. Voraussetzung bei der Thermofluxeichung ist gleiche Strömungsgeschwindigkeit wie im Experiment.

Bei der praktischen Durchführung dient als Kältefalle eine große Waschflasche, die von außen mit einem Chromnickel-Heizdraht (in Isolierperlen gefaßt) in ihrer ganzen Höhe umwickelt ist, um aufgeheizt werden zu können. Diese Waschflasche steht in einem Eisschrank, der auf eine bestimmte Ausgangstemperatur (meist 5° C) mittels einer zusätzlichen Thermostatenschaltung eingestellt ist (Abb. 8). Durch die Waschflasche wird mit einer beheizten Leitung Luft angesaugt, die von außerhalb des Eisschrankes aus einer weiteren aufgeheizten Waschflasche (25—30° C) stammt. Alle Heizdrähte innerhalb des Eichsystems haben einen größeren Widerstand als die Ansaugleitungen (5,56 Ohm/m bei 0,5 mm² Querschnitt). Um die Temperatur innerhalb der Waschflasche genau messen zu können, ist in diese eine Thermonadel eingeführt; die Temperatur des Wassers wird an einem zum Thermoelement gehörenden empfindlichen Galvanometer (H & B)

abgelesen. Ein Rührmechanismus erübrigt sich, da durch das Aufsteigen der Luftblasen eine ständige, gründliche Mischung erfolgt. Um ein Hochspritzen von kleinen Wassertropfen zu verhindern, wird ein Schutzblech vor den Ausgang der Waschflasche gebracht. Die Heizung der Waschflasche, die mit der Heizung einer Ansaugleitung in Reihe geschaltet ist, kann mit einem Zweiwegeschalter kurzgeschlossen werden. Schaltung und Konstruktion der Waschflasche geht aus den Abb. 8 und 9 hervor. Da zum Zweck der Eichung bei URAS und Thermoflux die Punktfolge des 8-Minutengasumschalters zu langsam ist, verwendet man einen 1-Minutengasumschalter zur Steuerung des Schreibers. Man erhält dann alle Minuten einen Registrierpunkt. Der Sechsfarbenschreiber wird zu diesem Zweck direkt und nicht über das Schaltwerk des Schreibers an das Galvanometer angeschlossen; eine Umschaltung, die auf einfache Weise möglich ist.

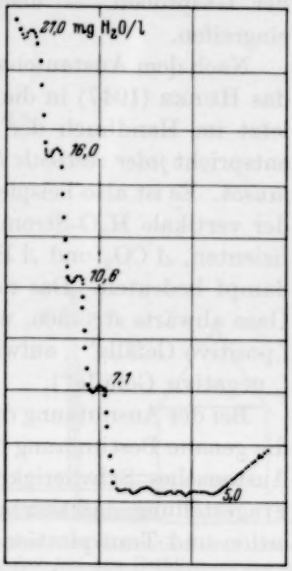

Abb. 10. Original-Eichkurve des Thermoflux

Es darf dabei nicht vergessen werden, den URAS-Anschluß zu unterbrechen, da sich sonst dessen Wert zu den Thermofluxeichwerten addiert, während das automatisch weiterschaltende Schaltwerk 6 min lang auf URAS steht.

Beim Eichen wird nun so vorgegangen, daß man zunächst den Wasserdampfwert der Ausgangstemperatur schreiben läßt, bis sich das Gerät eingespielt hat und die Registrierspur am Anfang der Skala eine Gerade ergibt. Nun schaltet man die Heizung der Waschflasche ein und liest alle Minuten die Temperatur des Wasserbades ab. Diese Arbeit bleibt erspart, wenn man die Temperatur von einem Multithermographen (H & B) registrieren lassen kann. Man heizt solange, bis die Temperatur des Wasserbades um etwa 5° C gestiegen ist. Dann schaltet man die Heizung aus und beobachtet weiter den Temperaturgang. Die Heizung hat natürlich noch eine Nachwirkung und das Steigen der Temperatur hört nicht augenblicklich mit dem Ausschalten auf. Erfahrungsgemäß wird sich die Temperatur noch um weitere 5° erhöhen, ein Maximum erreichen und wieder sinken. Der Wert des Maximums kann durch geschicktes Ein- und Ausschalten der Heizung eine Zeitlang gehalten werden. Die Registrierspur des Thermoflux bildet ebenfalls ein Maximum, um dann wieder zu fallen, bleibt aber gegenüber der Temperaturkurve zeitlich zurück. Die Maxima-Werte aus beiden Kurven bilden ein zusammengehöriges Wertepaar. Der ganze Vorgang wird 4—5mal wiederholt, um 4—5 Eichpunkte zu erhalten. In Abb. 10 ist die Originalspur einer solchen Eichung wiedergegeben. Die Eichkurve des Thermoflux ist innerhalb der allgemein vorkommenden Wasserdampfgehalte eine Gerade. Bei sehr hohen Außentemperaturen im Hochsommer kann es allerdings vorkommen, daß die Wasserdampfgehalte in Bereiche kommen, wo lineare Proportionalität zur Thermokraft nicht mehr besteht.

Für URAS und Thermoflux ist es notwendig, die Nullpunkte der Anzeige unabhängig voneinander festzulegen. Dies geschieht mit zwei Gegenstromkreisen, die parallel gegen je einen Gerätestromkreis geschaltet sind. Der Strom hierfür wird einer 4 V-Batterie über einen hochohmigen Drehwiderstand in halbpotentiometrischer Schaltung entnommen.

Einige spezielle methodische Angaben folgen bei den jeweiligen Versuchen.

B. Experimenteller Teil

I. Gefällemessungen

1. Allgemeine Grundlagen

Da in jüngster Zeit Zweifel darüber laut geworden sind, inwieweit sich durch Versuche in Küvetten der natürliche Gaswechsel erfassen läßt, begann ich auf Rat von Prof. HUBER meine Versuche mit Gefällemessungen, die — abgesehen von der vorsichtigen Ansaugung der Gasproben — überhaupt nicht in Gelände und Pflanzenleben eingreifen.

Nach dem Austauschverfahren des Meteorologen WILHELM SCHMIDT, das HUBER (1947) in die Botanik einführte und seither wiederholt, zuletzt im Handbuch der Pflanzenphysiologie **3** (1956) dargestellt hat, entspricht *jeder vertikale Stofftransport* dem *Produkt aus Gefälle mal Austausch*. Es ist also beispielsweise der vertikale CO_2-Strom $= -A \cdot \Delta CO_2$, der vertikale H_2O-Strom $= -A \cdot \Delta H_2O$, wobei A den Austauschkoeffizienten, ΔCO_2 und ΔH_2O die Gefälle für Kohlendioxyd und Wasserdampf bedeuten. Das negative Vorzeichen sagt, daß die betreffenden Gase abwärts strömen, wenn die Gehalte mit der Höhe zunehmen (sog. „positive Gefälle"), aufwärts, wenn die Gehalte mit der Höhe abnehmen („negative Gefälle").

Bei der Ausnutzung dieser eleganten Möglichkeit hat bisher vor allem die genaue Bestimmung des um mehrere Zehnerpotenzen schwankenden Austausches Schwierigkeiten bereitet. Es ist nun ein Vorteil meiner Fragestellung, daß sich bei der Berechnung des Verhältnisses von Assimilation und Transpiration eine Austauschbestimmung erübrigt, denn

$$\frac{\text{Assimilation}}{\text{Transpiration}} = \frac{A \cdot \Delta CO_2}{A \cdot \Delta H_2O} = \frac{\Delta CO_2}{\Delta H_2O}$$

d. h. die Produktivität der Transpiration eines genügend ausgedehnten Pflanzenbestandes ergibt sich aus dem Verhältnis des über ihm herrschenden CO_2- und Wasserdampfgefälles.

Die Berechtigung dieser Kürzung ist von zwei Seiten her gesichert: Einmal hat die Untersuchung von ROBINSON (1954) zwischen thermischem und Impulsaustausch eine Abweichung von $48 \pm 27\,\%$, zwischen Wasserdampf- und Impulsaustausch von $23 \pm 17\,\%$, aber bereits zwischen thermischem und Wasserdampfaustausch nur eine solche von $14 \pm 6\,\%$ ergeben und die Untersuchungen von FRANKENBERGER (1954) ergaben für das Verhältnis von thermischem Austauschkoeffizienten zum vertikalen Austauschkoeffizienten für Wasserdampf den Wert $1{,}00 \pm 0{,}07$; für zwei stoffliche Komponenten wie Wasserdampf und Kohlendioxyd kann der Austausch innerhalb der Fehlergrenze bestimmt als gleich angesehen werden. Außerdem habe ich meine aus der Gefällemessung erzielten Befunde mit denen von Küvettenversuchen verglichen (Teil II) und eine über alles Erwarten gute Übereinstimmung gefunden.

Da wir uns somit in den weiteren Ausführungen mit dem Austauschkoeffizienten A nicht mehr zu beschäftigen brauchen, können wir weiterhin das Buchstabensymbol A für Assimilation, T für Transpiration, A/T für die Produktivität der Transpiration benutzen. Als Relativwert des Austausches verwende ich bei Darstellung von Tagesgängen der Assimilation und Transpiration die horizontale Windgeschwindigkeit v in 10 m Höhe. Für so berechnete Werte schreibe ich $v \cdot \Delta CO_2$ bzw. $v \cdot \Delta H_2O$, für ihr Verhältnis $\Delta CO_2/\Delta H_2O$, während mit A, T und A/T unmittelbar bestimmte Assimilations- und Transpirationswerte und ihr Verhältnis bezeichnet werden.

2. *Methodisches*

Die Gefällemessungen wurden auf dem Staatsgut Dürnast der Landwirtschaftlichen Fakultät Freising-Weihenstephan der Technischen Hochschule München ausgeführt. Dieser Ort erwies sich wie in früheren Untersuchungen des Institutes (Huber 1952) als besonders geeignet, da man hoffen konnte, auf diese Weise die Messungen vor fremden Raucheinflüssen zu bewahren. Der Zeitraum der Freilanduntersuchungen erstreckte sich von Ende März bis Mitte Juni des Jahres 1955. Auf einem Wintergerstenfeld von 2 ha Größe wurden 3 Ansaugstellen errichtet. Diese dienten zum Ansaugen der Luft durch innenbeheizte Schlauchleitungen mittels elektromagnetisch betriebener Membranpumpen. Die schematische Anordnung der Anlage geht aus Abb. 11 hervor. Das freie Ende der Ansaugleitung I befand sich immer knapp über den Blattspitzen der Wintergerste, im Verlauf des angegebenen Zeitraumes also zwischen 0,2 und 1,6 m über dem Boden. An der Spitze eines 10 m hohen Mastes war das Ende der Leitung II angebracht. Dieser Mast trug außerdem oben ein Schalenkreuzkontaktanemometer (Fa. Fueß). Leitungsende III hing in 25 m Höhe an der Halteleine eines Fesselballons von etwa 4 kg Tragkraft. Dieser Ballon konnte jedoch nur bei sehr günstigen Windverhältnissen aufgelassen werden. Es zeigte sich aber bald, daß die Messungsergebnisse zwischen Ballon und Mast nicht auswertbar differierten, so daß sich die Ballonaufstiege auch im Hinblick auf die kostspieligen Nachfüllungen aus der Wasserstoff-Druckflasche nicht weiter lohnten. Die Leitung der Ansaugstelle III hing daher mit ihrem Ende meist zwischen Boden und Mast und diente als Kontrolle. Von den Ansaugstellen führten die Leitungen zu den Geräten, die in einem Transformatorhaus am Ostrand des Feldes zum Schutz vor der Witterung untergebracht waren. Alle drei Leitungen waren je 65 m lang. Diese Länge ist notwendig, um die Messungen inmitten eines homogenen Bestandes durchführen zu können und um die Randwirkung auszuschalten. Durch gleiche Länge ließ sich überdies gleicher Leitungswiderstand in den Leitungen erreichen und auch alle anderen Faktoren, die unter Umständen den Meßwert beeinflussen konnten, wurden auf diese Weise gleichgehalten.

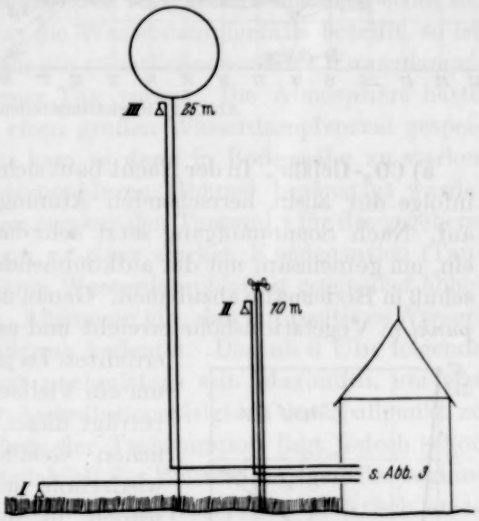

Abb. 11. Anlageplan der Meßstellen zur Entnahme der Luftproben bei den Gefällemessungen

3. Allgemeiner Tagesgang der CO_2- und Wasserdampfgefälle

An Hand der photographischen Abbildung des Registrierstreifens vom 25. Mai (Abb. 12), einem idealen Schönwettertag, sei zunächst ein charakteristisches Beispiel der Parallelregistrierung geschildert.

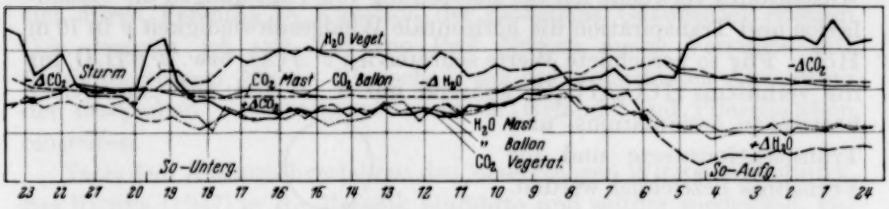

Abb. 12. Registrierstreifen vom 25. Mai

a) CO_2-Gefälle. In der Nacht baut sich ein großes *negatives* CO_2-*Gefälle* infolge der allein herrschenden Atmung und der geringen Turbulenz auf. Nach Sonnenaufgang setzt sehr bald die apparente Assimilation ein, um gemeinsam mit der aufkommenden Turbulenz diesen CO_2-Überschuß in Bodennähe abzubauen. Genau um 5 Uhr ist der *Kompensationspunkt* in Vegetationshöhe erreicht und es wird ein *positives* CO_2-Gefälle errichtet. Da ja auch die Windgeschwindigkeit um ein Vielfaches größer ist als in der Nacht, beträgt dieses nur einen Bruchteil des nächtlichen Gefälles. Gegen Sonnenuntergang wiederholt sich das gleiche wie am Morgen, jedoch in umgekehrter Richtung. Dieser Vorgang ist bereits aus den URAS-Registrierungen HUBERS (1952) genau bekannt.

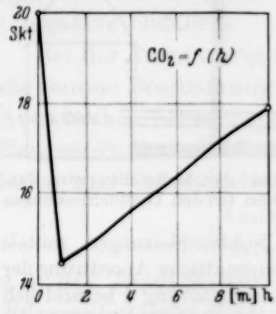

Abb. 13. Darstellung der Abhängigkeit des CO_2-Gefälles von der Höhe

Besondere Beachtung verdient die *Bodenatmung*. Die CO_2-Produktion der Bodenatmung ist dem positiven Gefälle der Assimilation entgegengerichtet. Es muß also neben dem Gefälle zwischen Vegetationsoberfläche und Masthöhe noch ein zweites Gefälle zwischen Vegetationsoberfläche und dem Boden existieren. Dieses konnte an einigen Tagen mit der freigewordenen „Ballonleitung" gemessen werden. Der CO_2-Gehalt nimmt von der Vegetationsoberfläche gemessen nach oben und unten hin zu. Diese Verhältnisse sind in Abb. 13 dargestellt, wie sie am 8. Juni um 15^{45} Uhr gemessen wurden. Der CO_2-Gehalt am Boden ist sogar um 2 Skt — in anderen Fällen noch mehr — größer als der CO_2-Gehalt in Masthöhe, so daß bei Fehlen einer Vegetation zwischen Boden und Masthöhe bei ausschließlicher Bodenatmung ein einfaches negatives Gefälle bestehen müßte. Durch die Assimilationstätigkeit wird dieses an und für sich gegebene Gefälle nicht nur verkleinert, sondern in seinem Vorzeichen sogar umgekehrt. Obwohl die Absolutwerte der Bodenatmung so groß sind, brauchen sie bei der Berechnung der P.d.T. nicht berücksichtigt zu werden. Für die Größe des zur Assimilation verwendeten CO_2-Stromes ist, wie schon mehrmals hervorgehoben, nicht die absolute Größe des Gefälles allein maßgebend, sondern vor allem die Größe des Austausches.

Der Austausch ist aber innerhalb der Vegetationsschicht praktisch null, da unterhalb der Rauhigkeitsoberfläche, die zwischen Vegetationsoberfläche und Boden liegt, die Windgeschwindigkeit null ist. Infolgedessen ist auch der Betrag, den das CO_2-Gefälle der Bodenatmung zum CO_2-Strom der Assimilation liefert, nur gering und kann hier um so eher vernachlässigt werden, als diese Komponente Gegenstand eingehender URAS-Registrierungen an der Landwirtschaftlichen Hochschule Stuttgart-Hohenheim ist (Koepf 1952—1954).

Was hier für den Beitrag des CO_2-Stromes der Bodenatmung zum CO_2-Strom der Assimilation gesagt wurde, gilt in entsprechender Weise auch für den Beitrag des Wasserdampfgefälles der *Bodenverdunstung* zum Wasserdampfstrom der Transpiration. Dabei wolle man beachten, daß die reine Bodenverdunstung gering ist.

b) Wasserdampfgefälle. Was die Wasserdampfgefälle betrifft, so ist der 25. Mai gleich ein Beispiel für ein nächtliches *positives Wasserdampfgefälle*. Es ging ein sehr warmer Tag voraus. Die Atmosphäre hatte infolge der großen Kapazität einen großen Wasserdampfvorrat gespeichert. In der folgenden Nacht kam es dann in Bodennähe zu starker Abkühlung, was durch den sternenklaren Himmel begünstigt wurde. Dabei unterschritt die Bodentemperatur den Taupunkt für die gegebene Wasserdampfmenge und es kam zu einer starken Kondensation (Taubildung), die von einem meßbaren Wasserdampfdefizit gegenüber höheren Luftschichten begleitet ist. Allgemein gilt, daß ein positives Wasserdampfgefälle nächtliche Taubildung bedeutet. Das ab 6 Uhr folgende *negative Wasserdampfgefälle* hat nachmittags sein Maximum, um erst lange nach dem Aufhören der Assimilationstätigkeit den Nullpunkt zu erreichen. Das tatsächliche Ende der Transpiration liegt jedoch schon viel früher, etwa da, wo der Steilabfall des Wasserdampfgefälles beginnt (20 Uhr). Dem restlichen geringen Gefälle entspricht praktisch keine Transpiration mehr, da um diese Zeit die Windgeschwindigkeiten schon sehr niedrig sind. Während das CO_2-Gefälle der Assimilation tagsüber sehr gleichförmig ist, zeigt also das Wasserdampfgefälle der Transpiration ein ausgeprägtes Maximum. Daraus geht hervor, daß hier die Wirkung der gefälleverkleinernden Turbulenz überkompensiert wird. Das Anwachsen der Assimilationstätigkeit ist demgegenüber nicht so stark, wodurch sich der gleichbleibende Verlauf des Tagesganges des CO_2-Gefälles erklärt.

Auch der Tagesgang des absoluten Wasserdampfgehaltes in 10 m Höhe wurde untersucht. Zu diesem Zweck wurden die unten näher beschriebenen Wettergruppen zur Auswertung herangezogen und für jede Gruppe der Tagesgang der Mittelwerte des absoluten Wasserdampfgehaltes berechnet. Es ergab sich allgemein ein mittägliches Maximum, dem zwischen 14 und 16 Uhr ein starker Abfall folgt; dies kann kaum anders erklärt werden als durch turbulentes Einfließen trockener Höhenluft (Abb. 14). Nur bei den Regentagen fehlt ein so starker und unvermittelter Abfall. Zum Vergleich dieses Ergebnisses mit den gründlichen Untersuchungen Frankenbergers (1954) bei Quickborn in Holstein habe ich aus dessen Material entsprechend umgerechnete Kurven in Abb. 14 mit angegeben. Die eine bezieht sich auf das Monatsmittel der Wasserdampfwerte vom Mai 1954 in 13 m Höhe (△), die andere nur auf die klaren Tage dieses Monats (□). Besonders letztere Kurve

zeigt ebenfalls einen steilen Abfall nach der Kulmination, die gegenüber den eigenen Ergebnissen um 4 Std später erreicht wird.

Aus Abb. 12 geht auch die gute Übereinstimmung zwischen Ballon- und Mastwerten hervor. Die Unterschiede betragen meist weniger als 1 Skt. Eine besondere Auswertung erübrigt sich also.

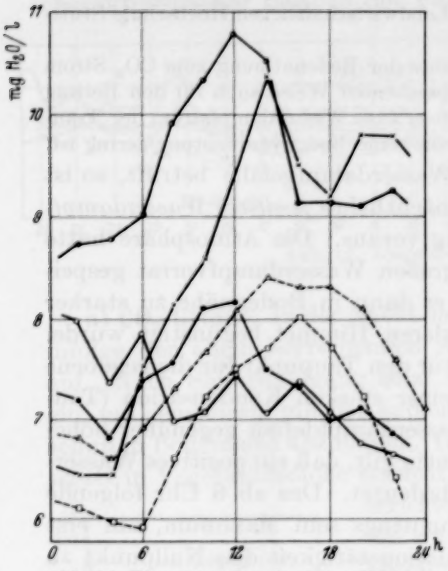

Abb. 14. Tagesgang des absoluten Wasserdampfgehaltes in 10 m Höhe: ◑ Schönwetter (Mittel aus 10 Tagen). × Bedeckter Himmel (Mittel aus 2 Tagen). ● Wechselnde Bewölkung (Mittel aus 5 Tagen). ○ Regen (Mittel aus 3 Tagen). △ Quickborner Monatsmittel vom Mai 1954 in 13 m Höhe. □ Quickborner Monatsmittel der klaren Tage im Mai, umgerechnet nach FRANKENBERGER (gestrichelte Kurven)

4. Tagesgang der P.d.T.

a) Auswertung. Die Ermittlung des Tagesganges der P.d.T. geschah auf logarithmischem Wege. Vom Registrierstreifen wurden die Δ-Werte in Skt von 30 zu 30 min abgelesen und auf zweiteiligem, halblogarithmischem Papier (Schleicher und Schüll Nr. $376^1/_2$) aufgetragen; das CO_2-Gefälle in zehnfacher Überhöhung gegenüber dem Wasserdampfgefälle. Die Division von $A:T$ kann dann auf geometrische Weise durchgeführt werden, indem man einfach die Differenz zwischen den Kurven von CO_2- und Wasserdampfgefällen mit dem Zirkel abgreift und von der Grundlinie aus anträgt. Dabei bekommt man sofort einen anschaulichen Überblick über den Verlauf der Kurve; die logarithmische Verzerrung kann in Kauf genommen werden, da die Tendenz des Kurvenganges trotzdem erhaltenbleibt. Als Beispiel diene zuerst wiederum die Auswertung des Registrierstreifens vom 25. Mai (Abb. 15). Auf dieselbe Art und Weise wurde mit dem gesamten Material verfahren.

Vielleicht ist es nicht ganz überflüssig, in diesem Zusammenhang darauf hinzuweisen, daß streng mathematisch das Verhältnis von Assimilation zu Transpiration eine negative Größe ist, weil dem Stoffgewinn durch die Assimilation ein Stoffverlust durch die Transpiration gegenübergestellt ist. Da aber die P.d.T. von vornherein als Verhältnis zwischen Gewinn und Verlust definiert ist, pflegt man auf dieses negative Vorzeichen zu verzichten. Wir stellen dementsprechend unsere Produktivitätskurven im positiven Quadranten dar.

b) Überblick über die Gesamtergebnisse. Das Ergebnis der Auswertung ergab ein sehr einheitliches Bild. 80% aller 32 auswertbaren Versuchstage zeigen den gleichen Tagesgang der P.d.T.:

Die *Produktivität der Transpiration* ist nicht etwa den ganzen Tag über konstant, wie man vielleicht vermuten könnte, sondern sie *hat im*

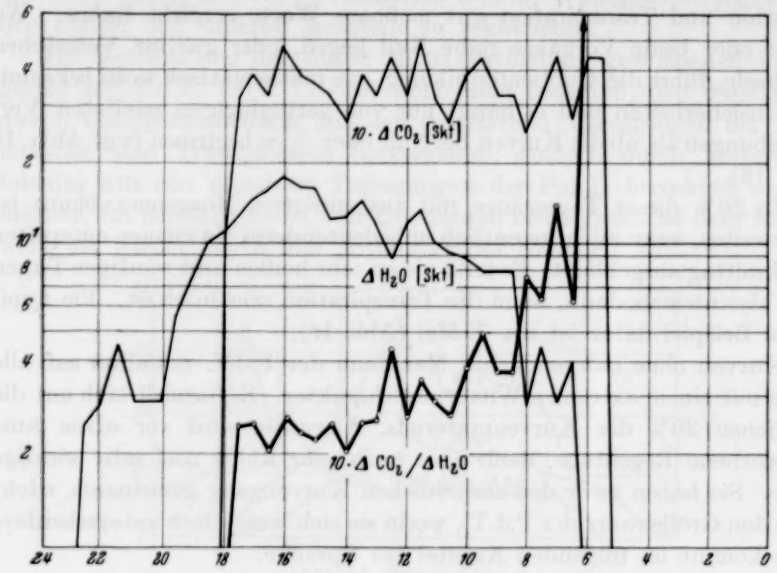

Abb. 15. Logarithmische Darstellung der P. d.T. vom 25. Mai

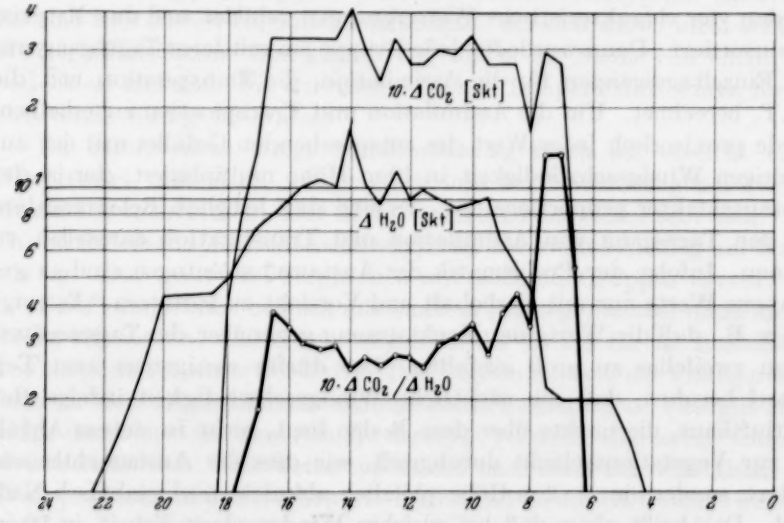

Abb. 16. Logarithmische Darstellung der P. d.T. vom 7. Mai

ersten Drittel der assimilatorischen Tätigkeit ein ausgeprägtes Maximum. Im weiteren Verlauf ist sie dann mehr oder weniger konstant. Kurz

vor Sonnenuntergang beginnt die P.d.T. immer schneller dem Nullwert zuzustreben.

Eine sinnvolle Auswertung ist erst in dem Bereich möglich, wo Assimilation und Transpiration gut meßbare Werte erreicht haben. Wo einer oder beide Vorgänge nahe Null liegen, oder gar ihr Vorzeichen wechseln, führt die Quotientenbildung, wie mathematisch wohl bekannt, zu Unsicherheiten und es hängt nur von geringfügigen zeitlichen Verschiebungen ab, ob die Kurven bei Null oder $\pm \infty$ beginnen (vgl. Abb. 15 und 16).

In 20% dieser Tagesgänge mit ausgeprägtem Morgenmaximum ist ein zweites, wenn auch wesentlich unbedeutenderes Maximum am späten Nachmittag ausgebildet. Es tritt nie an sehr heißen und windigen Tagen auf, also niemals dann, wenn die Transpiration sehr hoch ist. Ein typisches Beispiel dafür ist der 7. Mai (Abb. 16).

Kurven ohne morgendliches Maximum der P.d.T. entfallen auf alle Tage mit einem extremen Witterungscharakter. Es handelt sich um die restlichen 20% des Kurvenmaterials. Darunter sind vor allem ausgesprochene Regentage, dann aber auch sehr kühle und sehr windige Tage. Sie haben zwar den einheitlichen Kurvengang gemeinsam, nicht aber den Größenwert der P.d.T., worin sie sich wesentlich unterscheiden. Dies kommt im folgenden Kapitel zur Sprache.

c) Wetterabhängigkeit der P.d.T. Um die Abhängigkeit des Tagesganges der P.d.T. von den verschiedenen Wettertypen herauszustellen, wurden vier charakteristische Wettergruppen gebildet und das Material hineinsortiert. Dann wurde für jede Gruppe ein mittlerer Tagesgang aus den Einzeltagesgängen für die Assimilation, die Transpiration und die P.d.T. berechnet. Um die Assimilation und Transpiration zu erhalten, wurde provisorisch jeder Wert des entsprechenden Gefälles mit der zugehörigen Windgeschwindigkeit in 10 m Höhe multipliziert, der ja der Austauschfaktor proportional ist. Es sind dies lediglich Relativzahlen, um den Tagesgang von Assimilation und Transpiration darstellen zu können. Infolge der Problematik der Austauschmessungen sind so gewonnene Werte nur mit Vorbehalt und Vorsicht zu benützen. Es zeigt sich z. B., daß die Werte der Nachtatmung gegenüber der Tagesassimilation zweifellos zu groß ausfallen. Das dürfte wenigstens zum Teil darauf beruhen, daß die nächtliche Windgeschwindigkeit infolge der Kaltlufthaut, die nachts über dem Boden liegt, nicht in stetem Abfall bis zur Vegetationsschicht durchgreift, wie dies die Austauschtheorie fordert, sondern in 1—2 m Höhe plötzlich abknickt und praktisch Null wird. Das heißt aber, daß bei gleicher Windgeschwindigkeit in 10 m Höhe das Gefälle der Nachtatmung viel größer ausfällt als am Tage, da dann infolge kleinerer oder überhaupt fehlender Turbulenz an der unteren Meßstelle CO_2 gespeichert wird.

Es wäre für künftige Untersuchungen, die sich der Methode der Gefällemessung bedienen, angebracht, die Gefällhöhe (Entfernung zwischen zwei Meßpunkten) zu reduzieren und die Windgeschwindigkeit an der oberen und unteren Meßstelle zu registrieren.

Bei Betrachtung der durch Mittelwertbildung gewonnenen Tagesgänge der P.d.T. (Abb. 17—20) wolle man beachten, daß diese nicht durch Quotientenbildung aus den gemittelten Tagesgängen der Assimilation und Transpiration hervorgehen, sondern durch Mittelwertbildung aus den einzelnen Tagesgängen der P.d.T. berechnet werden müssen, da der Mittelwert von Quotienten nicht gleich ist dem Mittelwert der Zähler durch den Mittelwert der Nenner.

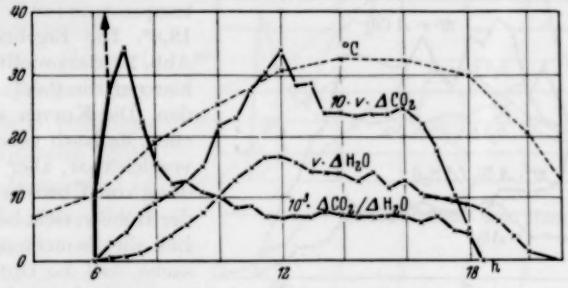

Abb. 17. Schönwettertyp

Schönwettertyp. Gruppe I stellt den Schönwettertyp dar (Abb. 17). Es sind hier sieben Tage zusammengefaßt, die sich durch ideal schönes Wetter auszeichnen. Den ganzen Tag schien die Sonne von einem unbedeckten Himmel. Die durchschnittlichen Temperaturen waren für die Jahreszeit mäßig bis warm.

Die *Assimilation* steigt verhältnismäßig rasch an, erreicht einen Höchstwert, fällt dann wieder stark, um am Nachmittag ein zweites Maximum zu erreichen. Der Abfall am Abend ist wieder sehr steil. Das Charakteristische des Schönwettertyps ist der zweite Anstieg am Nachmittag. Dies geht aus Vergleichen mit anderen Gruppen hervor.

Die *Transpiration* beginnt mit sanftem Anstieg, um aber dann immer steiler zu werden. Darin liegt allgemein der Grund für die Ausbildung des Morgenmaximums der P.d.T. Das Tagesmaximum der Transpiration fällt mit dem Assimilationsmaximum zeitlich zusammen. Dies gilt allerdings nicht nur für den Schönwettertyp, sondern allgemein. Charakteristisch für den Schönwettertyp ist der nach oben konvexe Abfall der Transpiration auf den Nachtwert. Auffallend ist die Gleichheit zwischen dem Gang der Temperatur und der Transpiration.

Der *Tagesgang* der P.d.T. zeigt ein sehr klares Bild:

Nach dem morgendlichen, sehr ausgeprägten Maximum sinkt die P.d.T. auf einen Wert, den sie 4 Std konstant hält. Anschließend fällt

sie langsam, dann immer schneller auf Null. Obwohl ungefähr die Hälfte aller Schönwettertage mit ihrer P.d.T.-Kurve im Unendlichen beginnen (durch gestrichelten Pfeil angedeutet), ist trotzdem das Maximum am Morgen ausgeprägt.

Da vom Schönwettertyp durch die besondere Gunst der damaligen Schönwetterlage 10 Tage zur Verfügung standen, konnte der Versuch unternommen werden, den *Einfluß der Temperatur auf die P.d.T.* festzustellen, da die Lichtbedingungen in diesem Fall als variable Größen wegen ihrer Gleichheit eliminiert werden können (Abb. 21):

Es wurden drei Untergruppen gebildet. Gruppe 1 enthält drei Tage mit den Tagesdurchschnittstemperaturen zwischen 6,2 und 6,3° [1], Gruppe 2 ebenfalls drei Tage mit Tagesdurchschnittstemperaturen zwischen 13,1 und 15,3° und Gruppe 3 vier Tage mit den Durchschnittstemperaturen zwischen 17,5 und 18,8°. Die Ergebnisse sind in Abb. 21 dargestellt. Es kann hier nur die P.d.T. gezeigt werden. Die Kurven sind im gleichen Maßstab gezeichnet, also vergleichbar, aber zur Vermeidung von Überschneidungen in der Höhe verschoben. Es ergibt sich die bemerkenswerte Tatsache, daß das Optimum nicht etwa bei den hohen, sondern bei den mittleren Temperaturen liegt. Die P.d.T. der zweiten Gruppe ist über den ganzen Tag am größten von den dreien. Diese Ergebnisse stimmen gut mit den Angaben von POLSTER (1950) überein, der auch die Höchstwerte der Assimilation bei gemäßigten Temperaturen erhielt. Bei sehr kühlen Tagen ist die Assimilation gedrückt, bei zu warmen die Transpiration und Atmung zu groß. Das Temperaturoptimum für den Stoffgewinn scheint demnach in unseren Breiten bei 14—15° zu liegen, eine Feststellung, die auch mit anderen Beobachtungen übereinstimmt.

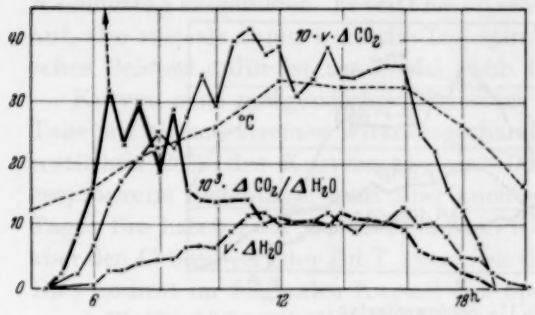

Abb. 18. Wechselnde Bewölkung

Wechselnde Bewölkung. In Gruppe II wurden 5 Tage mit wechselnder Bewölkung gemittelt. Der Himmel war an diesen Tagen nur teilweise bedeckt. Direkter Sonnenschein und Bewölkung lösten sich ständig ab (Abb. 18). Wegen der geringen Zahl der zur Verfügung stehenden Tage ist natürlich die Streuung der Werte größer, so daß das Bild nicht so prägnant herauskommen kann wie im Fall der Schönwettergruppe. Außerdem liegt dies schon darin begründet, daß in diesem Fall die unterschiedlichen Lichtverhältnisse zu gleichen Zeiten des Tages die Streuung an sich vergrößern. Dennoch kann man aber das Wesentliche noch gut erkennen.

Die *Assimilation* zeigt einen ähnlichen Verlauf wie im ersten Fall. Besonders bei Betrachtung der Einzelkurven gewinnt man den Eindruck, daß das zweite Maximum nicht mehr so stark ausgebildet ist.

[1] Diese drei kalten Tage sind in die Mittelkurvenbildung (Abb. 17) nicht mit einbezogen.

Die *Transpiration* ist im Verhältnis kleiner als die Assimilation, der Anstieg erfolgt flacher, aber das Maximum hält sich länger. Auch hier stimmt der Verlauf wieder sehr gut mit dem Temperaturverlauf überein.

Die P.d.T. ist gegenüber dem Schönwettertyp wesentlich größer. Auffallend ist das breite morgendliche Maximum. Dies erklärt sich aus dem flachen Anstieg der Transpiration und dieser hängt mit der langsameren Erwärmung infolge Abschirmung der Einstrahlung durch die teilweise Bedeckung des Himmels zusammen.

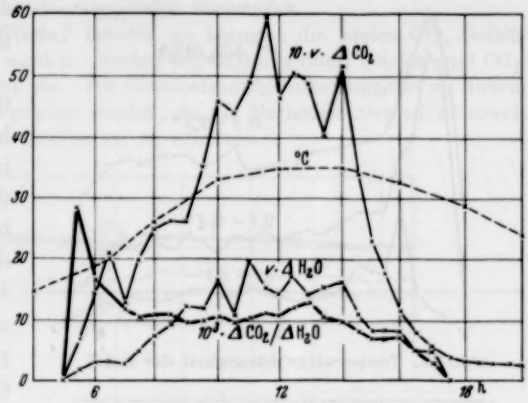

Abb. 19. Bedeckter Himmel

Bedeckter Himmel. Während zweier Tage herrschte eine vollkommen geschlossene Wolkendecke. Diese sind in Gruppe III, Abb. 19 zusammengefaßt. Auffallend ist hier der schnelle und steile Anstieg der *Transpiration*, die wiederum dem Temperaturverlauf sehr gut folgt. Dieser rapide Anstieg ist für das schmale Maximum der P.d.T. verantwortlich und erklärt sich daraus, daß in der vorhergehenden Nacht die Ausstrahlung und damit die Abkühlung nicht so stark sein konnte. Die Transpiration wird also stärker einsetzen und dadurch das Maximum der P.d.T. zusammendrängen. Im übrigen ist der Verlauf der P.d.T. und auch deren absolute Größe ähnlich wie im obigen Fall.

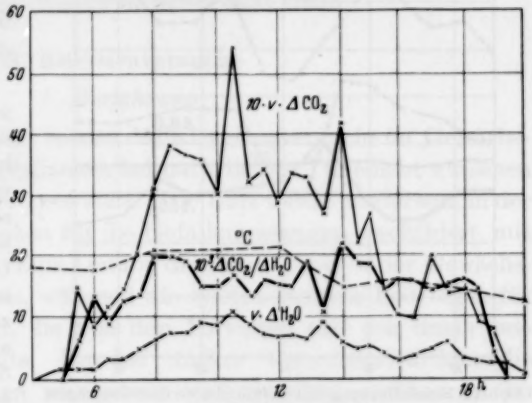

Abb. 20. Regentyp

Regentyp. Gruppe IV bildet das Mittel aus 3 Tagen und ist in Abb. 20 dargestellt. Dieser Typ ist gewissermaßen der Gegensatz zum Schönwettertyp. Das Vormittagsmaximum der P.d.T. ist nur noch angedeutet. Der Tagesverlauf ist, abgesehen von der Streuung, sehr gleichförmig. Die *Transpiration* ist im Vergleich zu allen anderen Gruppen und zur Assimilation am geringsten. Daher ist die P.d.T. auch am größten. Assimilation

und Transpiration verlaufen gleichsinnig. Deshalb ist auch die P.d.T. annähernd über den ganzen Tag konstant. Die Übereinstimmung der Transpiration mit dem Temperaturverlauf wird hier besonders deutlich. Dieser ist viel ausgeglichener. *Das breite Band der P.d.T. veranschaulicht in eklatanter Weise, daß warmes Regenwetter in unseren Breiten die besten Wachstumsbedingungen liefert.*

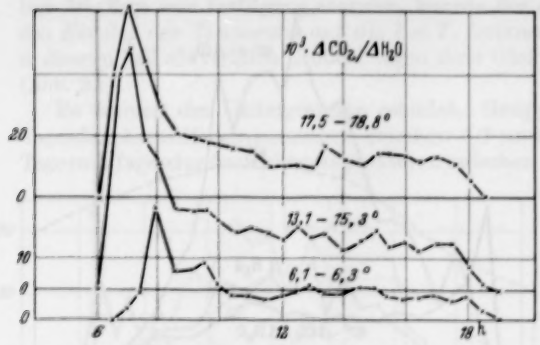

Abb. 21. Temperaturabhängigkeit der P. d.T.

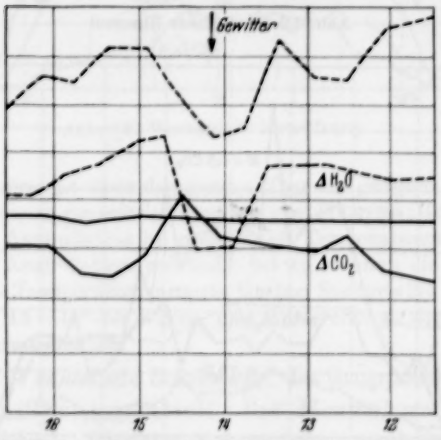

Abb. 22. Beeinflussung der Gefälle durch Gewitterregen

Dies kommt daher, daß die Transpiration im Verhältnis zur Assimilation infolge geringer Saugkraft der Atmosphäre sehr niedrig ist. So war beispielsweise die relative Feuchte am 18. Mai, einem ausgesprochenen Regentag, nie niedriger als 80% und zwischen 6 und 24 Uhr sogar nicht niedriger als 90%.

5. Beeinflussung der Gefälle durch klimatische Faktoren

Auf dem Registrierstreifen vom 25. Mai (Abb. 12) kann man noch ein interessantes mikroklimatisches Phänomen betrachten. Mit dem Einsetzen eines Sturmes um 19^{30} Uhr bricht schlagartig das CO_2-Gefälle der Nachtatmung zusammen, nachdem es erst kurz zuvor nach Sonnenuntergang aufgebaut war. Der Einfluß des Sturmes auf das Wasserdampfgefälle ist dagegen nicht so verheerend. Man kann zwar auch hier ein rapides Fallen um 19^{30} Uhr feststellen, aber die Zähigkeit, das Gefälle aufrechtzuerhalten, scheint doch größer zu sein. Dies ist auch gut verständlich, denn starker Wind vergrößert die Transpiration und Evaporation, so daß das Gefälle niemals verschwinden kann. Wie sich ein *Gewitterregen* auf die Gefällestruktur auswirkt, zeigt in drastischer Weise der Registrierstreifen vom 26. Mai (Abb. 22). Das Wasserdampfgefälle bleibt als solches vollkommen erhalten, aber die absoluten Werte der Wasserdampfgehalte fallen sehr stark infolge der einhergehenden starken Abkühlung. Auch an den CO_2-Gefällen hinterläßt der niederprasselnde Regen seine Spuren. Das bodenbürtige CO_2 wird aus den Capillaren des Bodens verdrängt und das Gefälle verschwindet für eine halbe Stunde vollkommen, ja es erfährt sogar eine Umkehr seines Vorzeichens. Hier beruht also das Verschwinden des Gefälles auf einer ganz anderen Ursache.

Ein langanhaltender *Landregen* kann die Verhältnisse nicht grundlegend ändern. Es bilden sich die Gefälle zu allen Tageszeiten typisch aus.

Langandauernder *Sturm* tötet das Mikroklima vollkommen. Diese Feststellung von Geiger wird in eindrucksvoller Weise vom Registrierstreifen des 11. Juni belegt (Abb. 23). Es war dies der windreichste Tag während der ganzen Untersuchungsperiode in Dürnast. Das CO_2-Gefälle ist vollkommen verschwunden, das Wasserdampfgefälle nur noch andeutungsweise vorhanden.

Was den *jahreszeitlichen Einfluß* betrifft, so konnten die ersten CO_2-Gefälle gegen Mitte April beobachtet werden. Vorher lag teilweise noch Schnee und CO_2-Gefälle bildeten sich noch nicht aus. Die Wasserdampfgehalte konnten zu diesem Zeitpunkt leider noch nicht gemessen werden, da die Methodik noch nicht soweit gediehen war, um brauchbare Ergebnisse zu erhalten.

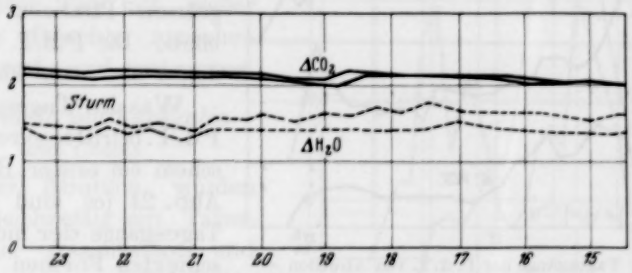

Abb. 23. Beeinflussung der Gefälle durch Sturm

II. Küvettenversuche

1. Einführung

Aus praktischen Gründen fanden die Küvettenversuche im Gewächshaus des Institutes an Topfpflanzen bei natürlichem Tageslicht zwischen Ende Juni und Mitte September statt. Die Luft wurde wiederum, in der gleichen Anordnung wie schon für die Gefällemessungen geschildert, mit drei Leitungen angesaugt. Eine Leitung diente zur Analyse der Gewächshausluft als Vergleichsbasis, während die beiden anderen Leitungen für die Luft bestimmt waren, die von den Küvetten mit den darin enthaltenen Blättern stammte. Um bei starker Sonneneinstrahlung die Erwärmung der Küvetten wenigstens einigermaßen eindämmen zu können, wurden diese mit Transparentpapier abgeschirmt. Die Bestimmung der Frisch- und Trockengewichte unterblieb, da es wiederum nur auf Verhältniszahlen ankam.

Die apparative Anordnung blieb dieselbe wie bei den Gefällemessungen. Es wurden lediglich kürzere Leitungen verwendet und die Strömungsgeschwindigkeit von 2,5 l/min auf 1,0 l/min reduziert. An Stelle der Trichter an den Ansaugstellen traten die Küvetten.

2. Versuche mit Abutilon

Unter den vorhandenen Gewächshauspflanzen boten sich vor allem panaschierte und nichtpanaschierte Formen von *Abutilon striatum* an,

die wegen ihrer schönen ahornähnlichen Blätter am besten der gegebenen Form der Glasküvetten entsprachen. Um bei dieser Gelegenheit gleich die Assimilation und Transpiration panaschierter und nichtpanaschierter Pflanzen vergleichen zu können, kam von jeder Form je ein gleichgroßes und physiologisch gleichwertiges Blatt in die Küvette. Es zeigte sich, daß die Transpiration stets annähernd gleichgroß war, die Assimilation der Panaschüren jedoch um durchschnittlich 40% hinter den vollgrünen Pflanzen zurückblieb. Die P.d.T. war bei ihnen also stets kleiner.

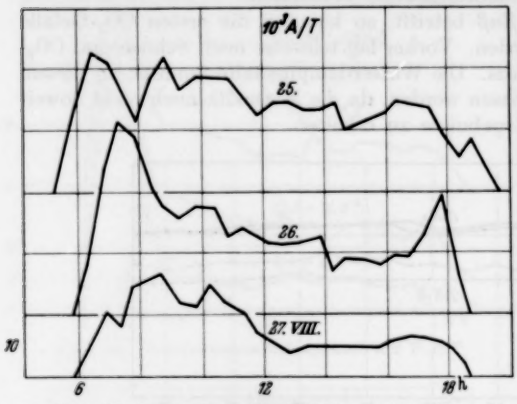

Abb. 24. Tagesgänge der P. d. T. von Abutilon

Was den Tagesgang der P.d.T. betrifft, so vermittelt schon ein erster Blick auf Abb. 24 (es sind nur die Tagesgänge der nichtpanaschierten Formen gezeichnet, da die der panaschierten diesen gegenüber nur parallel verschoben sind), daß sich auch unter diesen Bedingungen der gleiche Verlauf ergibt wie bei den Gefällemessungen:

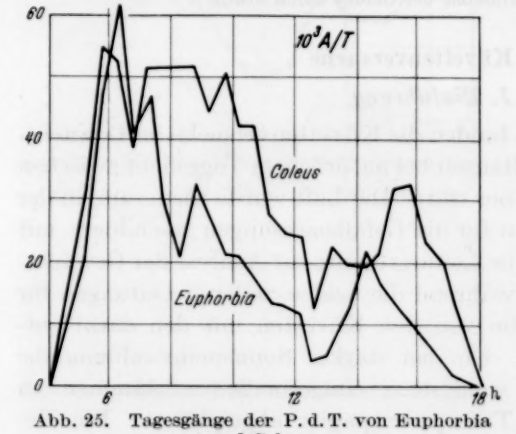

Abb. 25. Tagesgänge der P. d. T. von Euphorbia und Coleus

Wiederum ist die P.d.T. kurz nach Sonnenaufgang am größten, um gegen Mittag abzusinken und in manchen Fällen noch am späten Nachmittag ein zweites, freilich kleineres Maximum zu erreichen.

In Abb. 26 sind die Tagesgänge der Assimilation, der Transpiration, der P.d.T. und des Lichtes vom 26. August als Beispiel für die Registrierungen an Abutilon wiedergegeben.

Sehr deutlich ist die starke Abhängigkeit der Assimilation und der Transpiration von der Einstrahlung zu erkennen und es besteht kein Zweifel, daß diese der wichtigste Faktor für beide Vorgänge ist. Beide werden von ihr hinsichtlich der Intensität direkt und indirekt bestimmt.

Um auch hier eine Aussonderung nach verschiedenen Wettergruppen vorzunehmen, reicht das Material nicht aus. Soviel sich jedoch beurteilen

läßt, stimmen auch in dieser Hinsicht die Ergebnisse mit den Freilanduntersuchungen überein. Ausgesprochene Schönwettertage waren in dieser Zeit überhaupt nicht vertreten, weshalb unter den abgebildeten Kurven auch keine ist, die diesem Wettertyp vollkommen entspricht. Es handelt sich in erster Linie um Kurven der Wettergruppen II und III. Die Kurve vom 25. August (Abb. 24) stimmt auffallend mit der Gruppe IV, dem Regentyp, überein. Tatsächlich war dies auch ein sehr regnerischer und trüber Tag mit großer relativer Feuchte zwischen Sonnnenauf- und -untergang.

3. Versuche mit Euphorbia und Coleus

Außer Abutilon wurden noch gleichzeitig ein Tagesgang der Assimilation und Transpiration von *Euphorbia lathyris* und *Coleus hybridus* aufgenommen, um zu sehen, in welchem Maße sich systematische Verschiedenheit auf die P.d.T. auswirkt (Abb. 25). Es ergab sich, daß unter den Gattungen zwar große Unterschiede hinsichtlich der absoluten Größe der P.d.T., aber nur geringfügige im Tagesgang bestehen.

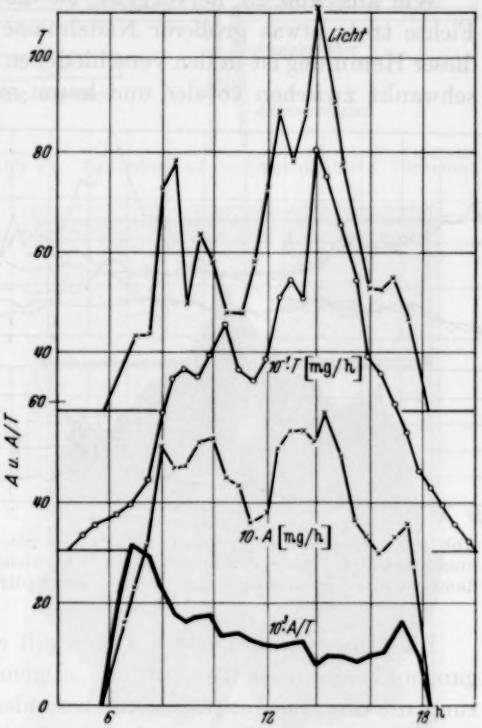

Abb. 26. Tagesgänge des Lichtes, der Transpiration, der Assimilation, der Produktivität der Transpiration. Abutilon, 26. August

4. Versuche mit SO_2-geschädigten Fichten- und Tannenzweigen

Da sich während der Parallelregistrierung die Gelegenheit bot, im Zuge einer anderen Forschungsaufgabe des Institutes (über die Rauchschadensfrage) Nadelholzzweige aus einem Rauchschadensgebiet zu erhalten und die Frage nach dem Einfluß der Rauchgasschädigung auf die P.d.T. große theoretische und eine akute praktische Bedeutung besitzt, wurden gleichzeitig gesunde und geschädigte Zweige von Fichte und Tanne einer Registrierung unterzogen. Die Zweige kamen wieder in die üblichen Küvetten und waren gut mit Wasser versorgt. Die geschädigten Zweige wurden gegenüber den ungeschädigten in ihrer Blattmasse etwas bevorzugt, um auf diese Weise den Effekt einer evtl. Assimilations-

schädigung zu kompensieren. Es handelt sich nur um orientierende Vorversuche, deren Sicherung einer besonderen Arbeit überlassen bleibt. Doch sind die Ergebnisse so eindrucksvoll, daß ich sie als Beispiel zur Demonstration der Vielseitigkeit und erfolgversprechenden Verwendungsmöglichkeit der Parallelregistrierung nicht vorenthalten möchte.

Wie aus Abb. 27 hervorgeht, ist die *Assimilation* der geschädigten Fichte trotz etwas größerer Nadelmasse deutlich gehemmt. Der Grad dieser Hemmung ist in den verschiedenen Fällen sehr unterschiedlich und schwankt zwischen totaler und kaum merkbarer Schädigung.

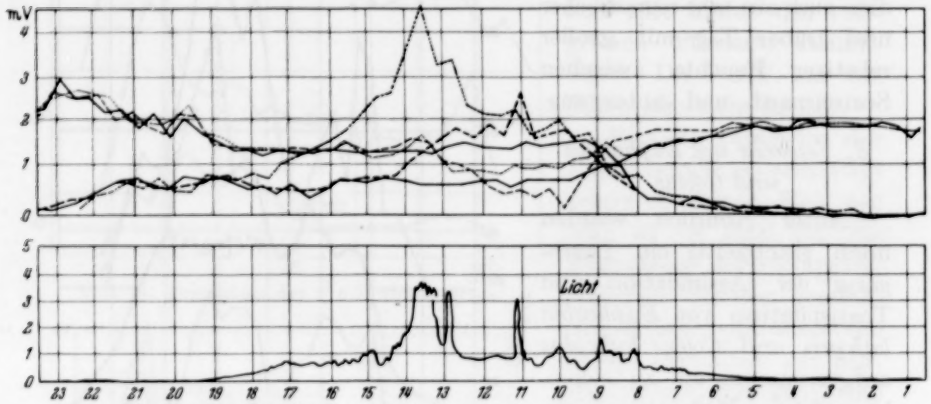

Abb. 27. Registrierstreifen zum Vergleich eines SO_2-geschädigten Fichtenzweiges mit einem ungeschädigten. Oberes Kurvenbündel: CO_2-Gehalte; unteres Kurvenbündel: Wasserdampfgehalte. —— Vergleichsluft; ·-·-·-· geschädigter Zweig; – – – – ungeschädigter Zweig

Die *Transpiration* ist an Tagen mit einem gemäßigten Temperaturgang und schwacher Einstrahlung, allgemein gesprochen mit einer Witterung, die die Transpiration nicht besonders fördert, bei geschädigten und ungeschädigten Zweigen praktisch gleich.

In diesem Fall hat die *P. d. T.* den gleichen Verlauf, ist aber bei den geschädigten kleiner als bei den intakten Pflanzen. Ist jedoch eine hohe Transpirationsspannung gegeben, dann zeigt sich ein interessantes Phänomen (Abb. 27): Während die gesunde Pflanze bei Ansteigen der Einstrahlung und der Blattemperatur die Transpiration mit Hilfe des Spaltöffnungsmechanismus reguliert, folgt die Transpirationskurve der geschädigten Pflanze *ohne* Ausnahme der Lichtkurve, die ebenfalls zum Vergleich in Abb. 27 wiedergegeben ist. Die Regulationsfähigkeit durch die Spaltöffnungen ist offensichtlich lahmgelegt. Die Assimilation ist auch hier, wenn auch gehemmt, im Gange, doch die Spaltöffnungen sind unfähig, die Transpiration einzuschränken. Diese Beobachtung konnte an drei verschiedenen Proben aus dem gleichen Rauchschadensgebiet gemacht werden. Auch für Tannen konnte das gleiche Phänomen beobachtet werden.

5. Ein Beitrag zum Küvettenproblem

Seitdem die früheren Stichprobenmethoden durch Dauerregistrierungen abgelöst worden sind, hat die Unnatürlichkeit des *Küvettenklimas* allen einschlägigen Experimentatoren Kopfzerbrechen bereitet: Die Umwandlung des eindringenden Lichtes in langwellige Wärmestrahlung führt nach dem Prinzip der Wärmefalle zu bedeutenden Übertemperaturen, die unzureichende Turbulenz zu unnatürlich hohen Feuchtigkeiten, vielfach sogar zu Kondensationen. Nachdem schon Bosian (1955) und Tranquillini (1954) Vorschläge zur Milderung der Unzuträglichkeiten gemacht hatten, sei hier eine weitere Verbesserung unterbreitet, über die bereits eine kurze vorläufige Mitteilung erschienen ist (Koch 1956). Bei den vorstehend behandelten Versuchen fand diese aber noch keine Anwendung.

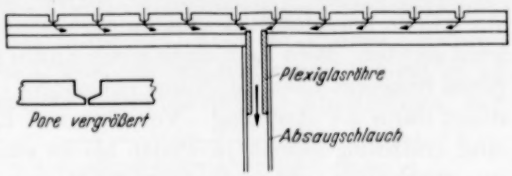

Abb. 28. Seitenansicht der Ansaugplatte. (Schema)

Abb. 29. Ansaugplatte

Die das Blatt allseitig umschließende Küvette wird durch eine einseitige, innen hohle „Ansaugplatte" aus Plexiglas ersetzt, auf deren feinstperforierter Oberseite das Blatt ohne Druck aufgelegt wird (Abb. 28 und 29). Von der Unterseite der Platte wird die Luft durch einen Stutzen abgesaugt. Die Stärke des Plexiglases beträgt 2,5 mm und der Absaugstutzen besteht aus einem Plexiglasröhrchen mit 5 mm äußerem Durchmesser. Die Qualität der Platte wird von der Anzahl der Poren auf der Oberseite bestimmt. Dieser ist jedoch wiederum dadurch eine Grenze gesetzt, daß die Gesamtfläche der Porenlumina die Größe des Querschnittes des Absaugstutzens nicht überschreiten darf. Denn nur dann ist garantiert, daß durch jede Pore auch ein Strömungsfaden eindringt. Die Perforierung der Plattenoberseite ist die einzige technische

Schwierigkeit, die zu überwinden ist. Sie wurde bisher in der Weise vorgenommen, daß für jede Pore mit Hilfe einer Bohrmaschine ein Loch so vorgebohrt wurde, daß eine noch etwa 0,1 mm dicke Plexiglasschicht erhalten bleibt. Diese Schicht wurde dann mit der feinsten Nadel, die zu erhalten war, durchgestoßen. Da diese Nadeln konisch sind, dürfen sie jeweils nur gleichtief eingestochen werden, damit die Löcher gleich groß geraten. Man kann dazu einen Zirkel als Hilfe benutzen, in dessen einen Schenkel man die Nadel einspannt. Das Ende der Nadelfassung dient dann als Anschlag. Von den auf diese Weise erzeugten Poren sind erfahrungsgemäß je Platte bis zu einer Anzahl von 150 zulässig, die gleichmäßig über die zur Verfügung stehende Gesamtfläche der Ansaugplatte verteilt werden.

Wünschenswert wäre eine Verfeinerung des Perforationsverfahrens, um die Flächendichte weiterhin zu vergrößern, was für großflächige Ansaugplatten, wie sie große Blätter fordern, von Bedeutung ist.

Bei Verwendung der Platte in Großstadtluft sind die Poren in bestimmten Zeiträumen zu reinigen, da sie durch den in ihr enthaltenen Staub und Ruß verstopft werden, was sich sofort durch einen Druckabfall (s. Druckregistrierung!) bemerkbar macht.

Um die Leistungsfähigkeit beider Methoden zu vergleichen, wurden die Tagesgänge der Assimilation und Transpiration zweier physiologisch gleichwertiger und gleichgroßer Blätter von *Populus nigra* gleichzeitig mit Küvette und Ansaugplatte mit Hilfe der Parallelregistrierung aufgenommen. Da an diesem Tag die Temperaturen der Außenluft und in der Küvette nicht allzu verschieden waren und die Assimilation gegenüber der Transpiration durch das Küvettenklima weit weniger beeinflußt wird, kann man in beiden Fällen gleichgroße Assimilation erwarten. Wie auf dem Registrierstreifen (Abb. 30) zu ersehen ist, fallen die Registrierspuren des CO_2-Gehaltes von Küvette und Ansaugplatte nahezu zusammen. Daraus geht hervor, daß die Empfindlichkeit beider Methoden die gleiche ist. Im Gegensatz zur Assimilation weichen die Tagesgänge der Transpiration wesentlich voneinander ab und zeigen besonders in der Mittagszeit charakteristische Unterschiede. Unter Berücksichtigung der Einstrahlung, deren Tagesgang im großen und ganzen mit der Kurve der Lichtintensität übereinstimmt, ist zu erkennen, daß die Ansaugplatte die Transpiration einwandfreier erfaßt.

Auch für nicht flächig ausgebildete Blätter wie z. B. Blattnadeln kann die Ansaugplatte in modifizierter Form verwendet werden. Bei zweizeiliger Benadelung der Triebe wie bei Tanne und Fichte wird der Trieb auf eine entsprechend große Ansaugplatte über Eck gelegt. Es ist nur darauf zu achten, daß nicht Zweige verwendet werden, deren Seitentriebe sehr entfernt stehen, damit nicht allzu viele Poren der Platte unbedeckt bleiben.

Soll nur ein Seitentrieb untersucht werden, so sind entsprechend verkleinerte Platten zu verwenden. Man wolle sich nicht daran stoßen, daß ein Teil der Poren unbedeckt bleibt; einmal wird bei genügender Porendichte jedenfalls die Luftmenge erfaßt, die mit der Pflanze unmittelbar in Berührung kam, und zum andern ist das CO_2-Defizit oder der Überschuß nicht örtlich auf die die Pflanze umspülende Lufthaut begrenzt: Ein CO_2-Gefälle umgibt alle assimilierenden Teile der Pflanze. Handelt es sich um allseitig benadelte Triebe, wie bei Kiefer und Lärche, so ist es zweckmäßig, die Ansaugplatte halbtonnenförmig anzufertigen, mit

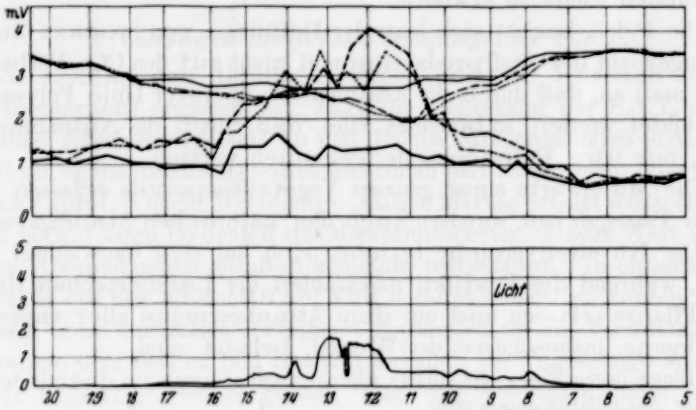

Abb. 30. Registrierstreifen zum Vergleich der Empfindlichkeit von Ansaugplatte und Küvette. Oberes Kurvenbündel: CO_2-Gehalte; unteres Kurvenbündel: Wasserdampfgehalte. —— Vergleichsluft; ..... Ansaugplatte; – – – – Küvette

den Poren auf der Innenseite. Die Triebe werden lose hineingelegt. Das Herstellen der Rundung bietet keine Schwierigkeiten, wenn man nur 1 mm starkes Plexiglas verwendet.

C. Diskussion

1. Absolute Größe der P.d.T.

Aus dem Gesamtmaterial der Tagesgänge der P.d.T., die durch Gefällemessungen ermittelt wurden, ergibt sich ein Mittelwert der P.d.T. von $11{,}3 \cdot 10^{-3}$, also ein Wasserverbrauch von 90 g je Gramm assimiliertes CO_2. Die Abweichungen von diesem Mittelwert sind aber so bedeutend, daß sie nicht außer acht gelassen werden können: In den Morgenstunden kann das Verhältnis A/T den Wert ∞ annehmen, wenn die Assimilation vor der Transpiration beginnt, was bei Taufall die Regel ist. Umgekehrt wird beim abendlichen Erreichen des Kompensationspunktes die P.d.T. null und weiterhin für die ganze Nacht negativ. Wenn wir von diesen Grenzfällen absehen, interessiert vor allem das meist zwischen 6 und 9 Uhr gelegene morgendliche Optimum, das wiederholt den Wert $30 \cdot 10^{-3}$

erreicht und sogar überschreitet (Abb. 17—20). Bei den Küvettenversuchen ergeben sich zum Teil noch höhere Werte bis über $60 \cdot 10^{-3}$ (Abb. 25). Diese sind aber zweifellos unnatürlich hoch, weil die Transpiration in den Küvetten durch unzureichende Turbulenz herabgesetzt ist.

Stellen wir diesen unseren Werten die aus der Literatur bekannten Produktivitätszahlen gegenüber, so liegen diese mit meist nur $1—5 \cdot 10^{-3}$ (200—1000 g Wasserverbrauch je Gramm erzeugter Trockensubstanz) eindeutig bedeutend niedriger. Das war zu erwarten und ist aus folgenden Gründen leicht zu erklären:

1. Die P.d.T. bezieht sich laut der Definition von STOCKER auf das Trockengewicht der Stoffproduktion und nicht auf den CO_2-Verbrauch. Nimmt man an, daß durch die Assimilation in erster Linie Polysaccharide gebildet werden, so bedeutet dies, daß durch die Aufnahme von 1 g CO_2 nur 0,6 g Polysaccharide gewonnen werden.

2. Die Mittelwerte einer ganzen Vegetationsperiode erfassen nicht nur den Tagesgewinn, sondern auch den nächtlichen Atmungsverlust.

3. Die Küvettenversuche beziehen sich auf den Gaswechsel eines Blattes, während die Produktivitätszahlen der Landwirtschaft die gesamte Pflanze erfassen und mit dem Atmungsverlust aller unproduktiven Organe, insbesondere der Wurzel, belastet sind.

Die Dinge liegen hier nicht anders als auf zwei anderen viel diskutierten Gebieten der Assimilationsausbeute:

Wenn das Licht im Minimum ist, zeigen einzellige Grünalgen erstaunlich hohe Energieausbeuten (WARBURG); bei Landpflanzen liegt aber die praktische Ausnützung schon wegen des überwiegenden Energiebedarfes der Transpiration nur um 1%. Auch REINAUS Kohlensäureresthypothese ist von EGLE und SCHENK auf Grund von URAS-Untersuchungen dahingehend präzisiert worden, daß einzellige Grünalgen die CO_2-Konzentration in einem geschlossenen Kreislauf bei ausreichender Beleuchtung ohne weiteres unter 0,001 Vol.-% herabsetzen können, während sich für höhere Pflanzen je nach dem Anteil nur atmender Gewebe wesentlich höhere Werte ergeben. Der derzeitige CO_2-Gehalt der freien Luft von 0,03 Vol.-% entspricht dem dynamischen Gleichgewicht aller CO_2-verbrauchenden und CO_2-erzeugenden Vorgänge einschließlich Kohlen- und Treibstoffverbrennung.

Es ist kaum ein Zufall, daß tagsüber das Verhältnis A/T nicht allzuweit vom Verhältnis des CO_2-Gefälles zum Wasserdampfgefälle des Blattes gegenüber der umgebenden Luft entfernt liegt: Der CO_2-Gehalt der Luft beträgt um 0,5 mg/l; in der Chloroplastenoberfläche dürfte er nicht sehr weit von Null entfernt sein (EGLE und SCHENK), so daß das Gefälle mit 0,5 mg/l gegen das Blatt gerichtet ist. Die Wasserdampfspannung eines Blattes entspricht bei 20^0 17,3 mg/l, bei 25^0 23,0 mg/l, so daß bei 50% relativer Feuchte mit einem Gefälle um —10 mg/l vom Blatt weggerichtet zu rechnen ist. Das Wasserdampfgefälle ist demnach rund 20mal so groß wie das CO_2-Gefälle. Für den rein physikalisch zu erwartenden Diffusionsstrom ist zu beachten, daß der Diffusionskoeffizient

für das größere CO_2-Molekül kleiner als für das kleinere H_2O-Molekül und daß auch der Diffusionsweg zu den assimilierenden Chloroplasten größer als von der ziemlich dampfgesättigten Cellularoberfläche nach außen ist. Ich meine also, daß zur Zeit optimaler Assimilation (bei Beleuchtung mit über etwa 10000 Lux) die Produktivität der Transpiration einfach vom Diffusionsverhältnis der beiden Gaskomponenten bestimmt werden könnte. Modellversuche über das Verhältnis von CO_2-Aufnahme und Verdunstung verdünnter Kali- oder Natronlauge könnten zu dieser Frage weitere Aufschlüsse geben.

2. Zustandekommen des Tagesganges der P.d.T.

Wie sich aus den Gefällemessungen und den Küvettenversuchen übereinstimmend ergeben hat, zeigt der Tagesgang der P.d.T. ein einheitliches Erscheinungsbild: In den frühen Morgenstunden erreicht die P.d.T. ein verhältnismäßig hohes Maximum mit einem mehr oder weniger breiten Gipfel, je nach Wetterlage. Gegen Mittag erfolgt dann ein Steilabfall bis auf einen Bruchteil des Maximumwertes. Dieser Wert wird bis zu den Abendstunden ziemlich konstant beibehalten. In einigen Fällen kommt es vor dem Endabfall auf Null nochmals zu einem kurzen zweiten Anstieg, aber wesentlich geringeren Ausmaßes als am Vormittag. Eine Ausnahme von diesem Bild machen lediglich die Tagesgänge ausgesprochener Regentage, besser gesagt, Tage mit besonders hoher relativer Feuchte.

Der Versuch liegt nahe, einen solchen Tagesgang sofort als Ausdruck einer physiologischen Ermüdung zu deuten und mit einzelnen Leistungskurven anderer Organismen, nicht zuletzt des Menschen, zu parallelisieren (vgl. z. B. HELLPACH, Geopsyche). Ehe man jedoch zu so weitgehenden biologischen Deutungen greift, bedarf es aber einer gewissenhaften Prüfung, ob sich die Erscheinung nicht viel einfacher aus verschiedener Faktorenabhängigkeit der beiden verglichenen Vorgänge erklären läßt. Das ist in der Tat in überraschend weitem Maße der Fall.

Die Anstiege von Transpiration und Assimilation nach Sonnenaufgang beginnen sehr verschieden. Die Steigung der Assimilation ist in den ersten Stunden des Tages sehr groß, um dann immer kleiner zu werden, mit anderen Worten ausgedrückt „springt“ die Assimilation sehr schnell an. Demgegenüber ist die Steigung der Transpiration anfangs sehr klein, um dann immer größer zu werden. Die Transpiration kommt also nur langsam in Gang. Demzufolge muß die P.d.T. ein Maximum aufweisen, und zwar zu dem Zeitpunkt, wo Assimilation und Transpiration gleichviel zuzunehmen beginnen. Dies ist 1—2 Std nach Beginn der apparenten Assimilation der Fall. Von diesem Moment an muß die Kurve zunächst langsam, dann aber immer schneller fallen, weil die Transpiration weiterhin rapid ansteigt, die Assimilation aber immer

langsamer. Dieses Fallen nimmt gegen die Mittagszeit sein Ende, weil nun auch die Transpiration ihr Maximum überschreitet, mindestens aber nur noch ganz langsam zunimmt oder konstant bleibt. Die Kurve der P.d.T. mündet in den konstanten, sanft abfallenden Teil. Gegen Sonnenuntergang beginnt die Assimilation wieder schneller und schneller zu fallen, die Transpiration aber nur sehr langsam; infolgedessen strebt in den letzten zwei Stunden des Tagesganges die P.d.T. schneller und schneller dem Nullwert zu. Setzt die Transpiration erst nach Beginn der apparenten Assimilation ein, dann beginnt die P.d.T. im Unendlichen. Im übrigen ergibt sich jedoch der gleiche Tagesgang.

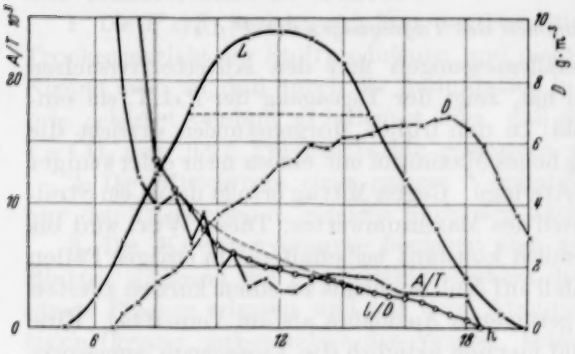

Abb. 31. Vergleich der Tagesgänge des theoretischen Quotienten L/D und des aktuellen Quotienten A/T

Eine Erklärung für die Erscheinung, daß die Assimilation vor der Transpiration einsetzt, ist durch eine Analyse der morgendlichen Strahlungsverhältnisse möglich. In den ersten Stunden nach Sonnenaufgang besteht häufig noch eine negative Strahlungsbilanz. Das heißt, die Ausstrahlung der Nacht überwiegt noch die Einstrahlung. Besteht nun noch außerdem ein positives Wasserdampfgefälle, so ist unter diesen Bedingungen eine Transpiration nicht möglich, wohl aber eine Assimilation, die ja durch das bereits einfallende Licht in Gang kommen kann, wenn eine gewisse Helligkeit erreicht ist. Es findet demnach eine CO_2-Aufnahme statt, ohne daß damit ein Wasserverlust verbunden ist.

Um festzustellen, inwieweit dieses charakteristische Zu- und Abnehmen von Assimilation und Transpiration, das für den typischen Verlauf des Tagesganges der P.d.T. verantwortlich ist, durch die Außenbedingungen bestimmt wird, und in welchem Maße die Pflanze selbst diesen Verlauf modifiziert, wurde der Versuch unternommen, den Tagesgang der P.d.T. theoretisch aus den Klima- bzw. Außenfaktoren abzuleiten.

Die Voraussetzung für diesen Versuch besteht in der Annahme, daß die *Assimilation in erster Linie eine Funktion des Lichtes*, die *Transpiration hingegen dem Wasserdampfdefizit der Luft proportional* ist.

In Abb. 31 ist der Tagesgang der Lichtintensität (L) vom 29. April dargestellt. Es handelt sich um einen Schönwettertag, daher die gleichförmige Glockenkurve. Als zweite Kurve ist der Verlauf des Wasserdampfdefizites (D) wiedergegeben, der sich aus dem Temperaturgang und den in der Vegetationsschicht gemessenen Wasserdampfwerten ohne weiteres berechnen läßt. Aus beiden Kurven wurde der Verlauf der

Quotienten L/D berechnet. Dies geschah zunächst unter der Annahme, daß den ganzen Tag über die Assimilation den entsprechenden Lichtwerten proportional ist (gestrichelte Kurve L/D). In weiterer Näherung wurde mangels einer genaueren Lichtabhängigkeitskurve der Assimilation zwischen 9 und 15 Uhr nicht Proportionalität zu den entsprechenden Lichtwerten, sondern gleichbleibende Assimilationsintensität angenommen, da Lichtwerte, wie sie während dieser Zeit an einem solchen Schönwettertag auftreten, die Assimilation nicht mehr wesentlich zu steigern vermögen (ausgezogene Kurve L/D). Das Ergebnis ist verblüffend: Der Verlauf des so korrigierten, theoretisch abgeleiteten Quotienten L/D stimmt außerordentlich gut mit dem Tagesgang des Quotienten A/T überein, der zum Vergleich mit eingezeichnet ist. Selbstverständlich ist die Größe der Verhältniszahlen verschieden, da in diesem Fall weder von der Assimilation ein mittlerer Proportionalitätsfaktor der Lichtabhängigkeit noch von der Transpiration ein mittlerer relativer Transpirationsfaktor (reelle Transpiration/Wasserdampfdefizit) bekannt ist. Zufällig stimmen die beiden Kurven in ihrem Zahlenwert größenmäßig überein, so daß sie unmittelbar verglichen werden können. Um dieses Ergebnis noch zu erhärten und zu detaillieren, wurden zwei Tage der Küvettenversuche mit Abutilon in ähnlicher Weise ausgearbeitet. In diesem Falle war es auch möglich die *Lichtabhängigkeit der Assimilation* von Abutilon in einer Kurve darzustellen, die in Abb. 33 zu sehen ist. Diese Kurve ergab sich durch Antragen der Assimilationswerte von allen 5 Versuchstagen mit Abutilon von Stunde zu Stunde zwischen Sonnenaufgang und 12 Uhr gegen den jeweiligen Lichtwert. Die geringe Streuung entspricht der Temperaturabhängigkeit von Atmung und Assimilation. Der endgültige Kurvenzug ist auf graphischem Wege gemittelt.

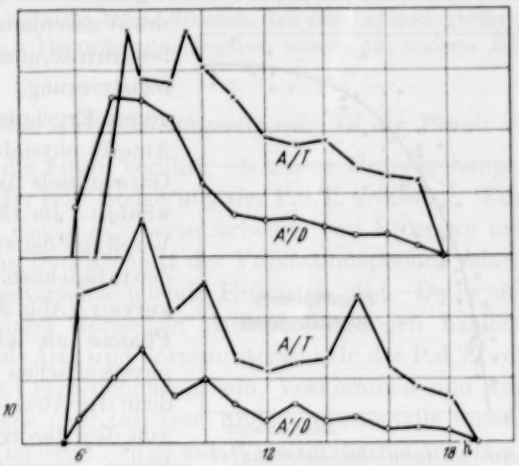

Abb. 32. Vergleich der Tagesgänge des theoretischen Quotienten A'/D und des aktuellen Quotienten A/T

In Abb. 32 sind die Tagesgänge der Quotienten A'/D dargestellt, wobei A' die aus der Lichtabhängigkeitskurve (Abb. 33) abgelesene Assimilation, D wiederum das Wasserdampfdefizit bedeutet. In diesem Falle ist die Größe der A'/D-Werte nicht willkürlich, sondern durch die

Lichtabhängigkeitskurve der Assimilation festgelegt. Wie schon im vorhergehenden Fall stimmen auch hier die beiden Kurven in ihrem Verlauf gut überein. Eine Übereinstimmung in der feineren Struktur der Kurven kann schon aus technischen Gründen nicht verlangt werden, weil die Temperaturen, die der Errechnung des Wasserdampfdefizites zugrunde liegen, nur von einem Wochenthermographen abgelesen wurden und außerdem zwischen Gewächshaus- und Küvettentemperatur zum Teil erhebliche Unterschiede bestehen. Das Ergebnis könnte noch verbessert werden, wenn man außer Beseitigung dieser technischen Mängel an Stelle des Wasserdampfdefizites die Evaporation bestimmte, und zwar ebenfalls durch Dauerregistrierung. Mit diesem über Erwarten guten Ergebnis soll selbstverständlich der Anteil physiologischer Regulationen des Gaswechsels in keiner Weise geleugnet werden. Im Gegenteil: Es geht aus dem Vergleich der theoretisch abgeleiteten mit den tatsächlich gefundenen Produktivitätskurven (Abb. 31 und 32) hervor, daß die Pflanze als lebendiger Organismus dem physikalischen Gefälle entgegenarbeitet, denn die Abweichungen der reellen Kurven von den theoretischen verlaufen in allen Fällen zugunsten der Pflanze. Darauf deutet die Erscheinung hin, daß im letzten Teil des Tages die P.d.T. gegenüber den theoretischen Kurven mehr oder weniger angehoben ist. Als Ursache solcher Regulationen sind neben anderen Stoffwechselvorgängen (incipient drying) vor allem Spaltöffnungsregulationen in Betracht zu ziehen. Eine Modifikation der P.d.T. durch den Spaltöffnungsmechanismus ist allerdings nur möglich, wenn Assimilation und Transpiration in verschiedenem Grade beeinflußt werden. So interessant und wichtig eine Prüfung dieser Frage wäre, so kann sie mit dem vorliegenden Material leider nicht beantwortet werden, da die Gefällemessungen mangels hinreichender Austauschmessungen nicht zur Auswertung in dieser Hinsicht herangezogen werden können und die Küvettenversuche einerseits nicht ausreichen, andererseits auch wenig geeignet sind. Es empfiehlt sich, für eine weitere Prüfung dieser Frage die neuentwickelte Ansaugplatte zu verwenden, die einen vom Küvettenklima unbeeinflußten Ablauf der Spaltöffnungsbewegungen gewährt. Da aber nun — nachdem die methodischen Grundlagen geschaffen sind — laufend neues Material aus der Parallelregistrierung anfallen wird, ist zu hoffen, daß auch diese Spezialfragen bald bearbeitet werden.

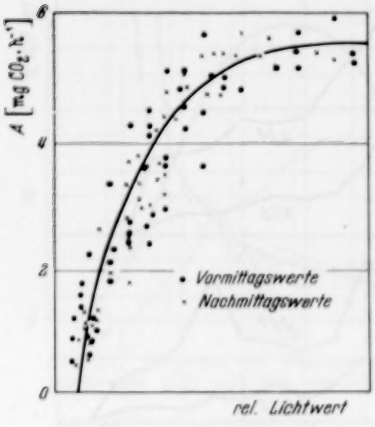

Abb. 33. Lichtabhängigkeitskurve der Assimilation von Abutilon

Für ein Nachlassen der P.d.T. im Verlauf eines Tagesganges aus physiologischen Gründen konnten, nach vorliegendem Material zu urteilen, keine Anzeichen gefunden werden. Was in diesem Zusammenhang die Transpiration betrifft, so ist ohnehin bekannt, daß sie mit Zunahme der transpirationsfördernden Außenbedingungen im Laufe des Tages nicht unökonomischer wird. Es läßt sich aber denken, daß die Assimilationsleistung im Laufe des Tages, abgesehen von der Beeinflussung durch die Spaltöffnungen, aus irgendeinem physiologischen Grunde nachläßt. Um diese Frage mit vorliegendem Material zu prüfen, habe ich nicht nur die Vormittagswerte der Assimilation in Abhängigkeit von der Lichtstärke in Abb. 33 ausgewertet, sondern auch die Nachmittagswerte eingetragen. Die Übereinstimmung ist so gut, daß jedenfalls im Bereich der untersuchten Lichtstärken eine „Ermüdung" nicht in Frage kommt. Damit sei aber nicht ausgeschlossen, daß sich bei noch größeren Lichtstärken, als sie an den 5 Versuchstagen gegeben waren, ein anderes Bild ergibt.

3. Die Möglichkeiten einer Produktivitätssteigerung in der Praxis

Zum Schluß sei noch die Frage berührt, ob unsere Untersuchungen der Praxis Möglichkeiten für eine Steigerung der P.d.T. eröffnen[1]. Eine solche Möglichkeit zeigen eingangs zitierte Arbeiten von Eidmann und Polster, nach denen es im Durchschnitt der Vegetationsperiode relativ wassersparende und wasserverschwendende Holzarten gibt. Da es sich um Vergleichsversuche unter denselben Außenbedingungen handelt, liegen hier *genetisch bedingte* Art- und Sortenunterschiede der P.d.T. vor. Es wird Aufgabe weiterer Untersuchungen sein, Vorkommen und Ausmaßen solcher Unterschiede nachzuspüren und gegebenenfalls wassersparende Sorten zu selektionieren, wo es auf Wasserersparnis ankommt. Vermutlich ist ein Teil der dürreresistenten Sorten unbewußt auf diese Eigenschaft mit ausgelesen.

Die Wetteranalysen zeigen aber, daß das Verhältnis von Assimilation zu Transpiration auch *außenbedingt* erheblich schwanken kann und bei trübem oder gar Regenwetter günstiger liegt als bei sonnig trockenem; das beruht darauf, daß hohe Luftfeuchtigkeit die Transpiration herabsetzt, ohne die Assimilation nennenswert zu beeinträchtigen. Es ist nun die Frage, ob sich auch künstlich die Bedingungen so beeinflussen lassen, daß daraus eine Steigerung der P.d.T. resultiert. In Betracht kommen z. B. die Maßnahmen künstlicher Bewässerung, vor allem die modernen Sprühverfahren. Stocker, Leyerer und Vieweg haben ihrer physiologischen Wirksamkeit eine eingehende Studie gewidmet, in der neben der Wirkung auf die Assimilation mehrfach auch die auf die Transpiration untersucht wurde. Es wäre dankenswert, wenn die Verfasser ihr reiches Material im Sinne unserer Fragestellung auswerteten. Vorläufig steht nur fest, daß vorsichtig dosierte Besprühung ein längeres Offenhalten der Spalten bedingt und so das Assimilationsoptimum gegen die

[1] Eine ähnliche Problematik ergibt sich für die Bemühungen, übermäßige Atmungsverluste zu vermeiden.

Mittagsstunden zu verlängern und die *Gesamt*produktion zu heben vermag. Es ist aber sehr wahrscheinlich, daß die Transpiration und wenigstens der effektive Wasserverbrauch (Verdunstung des aufgesprühten Wassers) dabei mindestens im gleichen Verhältnis erhöht wird, so daß die P.d.T. schwerlich erhöht sein dürfte. Künstliche Beregnung dürfte aber nur dort in Betracht kommen, wo das Wasser im Überschuß verfügbar ist.

Aussichtsreich erscheinen Versuche, das A/T-Verhältnis über die Düngung zu beeinflussen. Ich verweise auf die zahlreichen Angaben, daß bestimmte Mineralstoffe die beiden Gaswechselvorgänge beeinflussen (BIEBL in Handbuch der Pflanzenphysiologie 3). Besonders die zahlreichen Arbeiten ARLANDS und seiner Schule (zuletzt ARLAND 1955) erstreben eine Senkung des Wasserverbrauches bei gleicher Produktion durch Düngung, Bodenbearbeitung und andere Maßnahmen. So wird beispielsweise für das Gebiet von Leipzig eine optimale Stickstoffgabe von 120 kg/ha bei Bestellung mit der Kartoffelsorte „Ackersegen" empfohlen, die bei geringstem Transpirationsverlust größte Erträge gewährt; ein Abweichen von dieser Menge nach oben oder unten soll aber eine Verschlechterung der Produktivität bedeuten.

In meinen eigenen Untersuchungen liefert ja die pathologische Form der SO_2-Schädigung ein Beispiel dafür, daß durch chemische Einwirkung die Assimilation gehemmt, die Transpiration gesteigert, das Verhältnis also von beiden Seiten her verschlechtert werden kann. Es wäre erfreulich, wenn sich umgekehrt Wege finden ließen, die Assimilation zu steigern und die Transpiration zu senken.

Am Schluß dieser Betrachtung wäre noch zu erörtern, ob der Begriff „Produktivität der Transpiration" zutreffend ist. Meines Erachtens ist dieser Begriff nicht besonders glücklich, wenn nicht gar irreführend, da der Eindruck erweckt wird, als sei die Transpiration aktiv an der Assimilationsleistung beteiligt und diese der Transpiration aus physiologischen Gründen proportional. Dies ist aber in der Tat nicht der Fall. Beide Vorgänge verlaufen, abgesehen vom Spaltöffnungsmechanismus, unabhängig voneinander und die Größe jedes Vorganges wird vorwiegend durch Außenfaktoren bestimmt. Lediglich die Spaltöffnungsbewegungen bedingen eine lose indirekte Kopplung und es wäre erst — wie schon erwähnt — zu untersuchen, ob durch verschiedene Beeinflussung beider Vorgänge durch den Spaltöffnungsmechanismus — denn nur unter diesen Bedingungen ist überhaupt eine physiologische Änderung des Verhältnisses denkbar — merkliche Abweichungen von der durch Spaltöffnungsbewegungen unbeeinflußten Größe des Verhältnisses von A/T zustande kommen.

Mein Vorschlag geht deshalb dahin, das Verhältnis A/T einfach als den „Assimilations-Transpirations-Quotienten" zu bezeichnen. Dadurch

verliert diese wichtige ökologische Kennziffer — und als solche hat sie nach wie vor eine große praktische Bedeutung — nichts an ihrem Wert, und es wird nicht mehr ausgesagt, als wirklich verantwortet werden kann.

Zusammenfassung

1. Mit Hilfe von Ultrarotabsorptionsschreiber und Thermoflux wurde eine laufende gleichzeitige Registrierung von CO_2- und Wasserdampfwerten ermöglicht.

2. An Hand von *Gefällemessungen* des CO_2- und Wasserdampfgehaltes über einem Wintergerstenfeld konnte des Tagesgang der Produktivität der Transpiration ermittelt werden: Ein Maximum kurz nach Beginn der apparenten Assimilation wird von einem starken Abfall abgelöst, der bis Mittag auf $^1/_2$ bis $^1/_3$ des Morgenmaximums herabführt; am Nachmittag bleiben die Werte bis etwa eine Stunde vor Erreichen des abendlichen Kompensationspunktes mehr oder weniger konstant. Der Tagesgang der P.d.T. beginnt entweder bei Null oder im Unendlichen, je nachdem, ob die Transpiration vor oder nach Beginn der apparenten Assimilation einsetzt. Auf den übrigen Gang der P.d.T. hat dies jedoch keinen Einfluß.

3. Aus dem Gesamtmaterial konnten vier Wettertypen der Tagesgänge der P.d.T. ausgesondert werden, wovon sich einer, der Regenwettertyp, grundsätzlich von den übrigen, die nur quantitative Unterschiede aufweisen, unterscheidet. Bei Regenwetter ist kein morgendliches Maximum ausgebildet; die P.d.T. ist mehr oder weniger konstant und im Durchschnitt gegenüber allen anderen Typen am größten.

4. Durch *Küvettenversuche* im Gewächshaus konnten die Freilanduntersuchungen und deren Ergebnisse im vollen Umfang bestätigt werden. Bei rauchgasgeschädigten Fichten und Tannen ergibt sich eine deutliche Verschlechterung der P.d.T.

5. Zur Vermeidung des berüchtigten Küvettenklimas wurde eine „Ansaugplatte" entwickelt, welche den Versuchsblättern nur einseitig angelegt wird.

6. Der Tagesgang der P.d.T. konnte im wesentlichen auf Außenfaktoren zurückgeführt werden; Spaltregulationen und physiologische „Ermüdung" spielen — wenn überhaupt — nur eine untergeordnete Rolle. Die Möglichkeiten einer künstlichen Beeinflussung der P.d.T. werden diskutiert.

Nachwort. Die Arbeit wurde im Forstbotanischen Institut München unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. B. Huber durchgeführt, dem ich an dieser Stelle für die tatkräftige Unterstützung und stete Förderung der Arbeiten herzlich danken möchte.

Auch der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die einen Teil der wertvollen Instrumente zur Verfügung stellte, sei gebührend gedankt, ebenso dem Institutsoberpräparator Herrn J. Hey, der bei der Errichtung der gesamten Registrieranlage wertvolle Hilfe leistete.

Literatur

Arland, A.: Die Anwelkmethode im Dienste des Landbaues. Berlin 1955. — Bosian, G.: Über die Vollautomatisierung der CO_2-Assimilationsbestimmung und zur Methodik des Küvettenklimas. Planta (Berl.) **45**, 470—492 (1955). — Egle, K., u. A. Ernst: Die Verwendung des Ultrarotabsorptionsschreibers für die vollautomatische und fortlaufende CO_2-Analyse bei Assimilations- und Atmungsmessungen an Pflanzen. Z. Naturforsch. **4b**, 351 (1949). — Egle, K., u. W. Schenk: Untersuchungen über die Reassimilation der Atmungskohlensäure bei der Photosynthese der Pflanzen. Beitr. Biol. Pflanz. **29**, 75—105 (1952). — Eidmann, F. E.: Untersuchungen über die Wurzelatmung und Transpiration unserer Hauptholzarten. Schriftenr. Akad. Dtsch. Forstw. **5** (1943). — Frankenberger, E.: Über vertikale Temperatur-, Feuchte- und Windgradienten in den unteren 7 Dekametern der Atmosphäre, den Vertikalaustausch und den Wärmehaushalt an Wiesenböden bei Quickborn in Holstein 1953/54. Ber. dtsch. Wetterdienst **3**, Nr 20 (1955). — Ergebnisse von Wärmehaushaltmessungen. Meteorol. Rdsch. **7**, 81—85 (1954). — Geiger, R.: Das Klima der bodennahen Luftschicht, 3. Aufl. Braunschweig 1950. — Huber, B.: Versuche zur Messung des Wasserdampf- und Kohlendioxydaustausches über Pflanzenbeständen. Sitzgsber. Wien. Akad. I **155**, 97—145 (1947). — Registrierung des CO_2-Gefälles und Berechnung des CO_2-Stromes über Pflanzengesellschaften mittels Ultrarotabsorptionsschreiber. Ber. dtsch. bot. Ges. **63**, 53—64 (1950). — Der Einfluß der Vegetation auf die Schwankungen des CO_2-Gehaltes der Atmosphäre. Arch. Meteorol. **4**, 154—167 (1952). — Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 3, S. 279—282. 1956. (Austauschmethoden.) — Huber, B., u. R. Miller: Methoden der Wasserdampf- und Transpirationsregistrierung im laufenden Luftstrom. Ber. dtsch. bot. Ges. **67**, 224—234 (1954). — Koch, W.: Eine neue Methode zur Lösung des Küvettenproblems bei der Registrierung des Gaswechsels. Naturwiss. **43**, 64 (1956). — Koepf, H.: Laufende Messung der Bodenatmung im Freiland. Landw. Forsch. **4**, 186—194 (1952). — Die Temperatur/Zeit-Abhängigkeit der Bodenatmung. Z. Pflanzenernährg, Düngung u. Bodenkde **61** (106), 29—48 (1953). — Die Verwendung des URAS für die kontinuierliche Registrierung der Bodenatmung im Freiland. Landw. Forsch. **5**, 54—62 (1953). — Untersuchungen über die Aktivität des Bodens. Z. Acker- u. Pflanzenbau **98**, 289—312 (1954). — Nuernbergk, E. L.: Zur Technik der vergleichenden Messung der Photosynthese mittels des URAS und ihre Anwendung auf die Untersuchung periodischer Photosynthesekurven. Gartenbauwiss. **2**, (20.) 58—91 (1955). — Polster, H.: Die physiologischen Grundlagen der Stofferzeugung im Walde. München 1950. — Robinson, G. D.: Turbulent transfer over a short-grass surface — some recent British work. Proc. Toronto meteorol. Conf. 1953, p. 237 (1954). — Stocker, O.: Experimentelle Ökologie der Pflanzen. Tabulae Biologicae **5**, 510 (1929). — Stocker, O., G. Leyerer u. G. H. Vieweg: Wasserhaushalt und Assimilation. Schriftenr. des Kuratoriums für Kulturbauwesen, H. 3, 45—47 (1954). — Tranquillini, W.: Der Ultrarotabsorptionsschreiber im Dienst ökologischer Messungen des CO_2-Umsatzes. Ber. dtsch. bot. Ges. **65**, 102 (1952). — Über den Einfluß von Übertemperaturen der Blätter bei Dauereinschluß in Küvetten auf die ökologische CO_2-Assimilationsmessung. Ber. dtsch. bot. Ges. **67**, 190—204 (1954).

Dr. W. Koch, (24a) Hasenmoor, Post Kaltenkirchen, bei Familie Ehlers

Planta, Bd. 48, S. 453—458 (1957)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Tübingen

ÜBER DIE URETHAN-VERGIFTUNG DER ENDOGENEN TAGESRHYTHMIK

Von

ERWIN BÜNNING

Mit 5 Textabbildungen

(Eingegangen am 28. Oktober 1956)

1. Einleitung

Die endogene Tagesrhythmik kann zwar nicht durch die gebräuchlichen Stoffwechselgifte (vgl. BÜHNEMANN, BÜNNING), wohl aber durch Mitose-Gifte wie Colchicin und Urethan beeinflußt werden. Das konnte mit periodischen Strukturänderungen in den Zellkernen in Zusammenhang gebracht werden (BÜNNING und SCHÖNE-SCHNEIDERHÖHN).

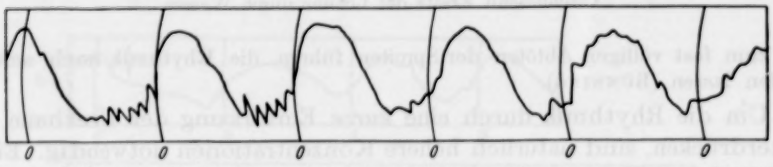

Abb. 1. Einer der Kontrollversuche (abgeschnittene Pflanzen in Wasser; Dauerlicht der Klimakammer). 0 = Mitternacht

Die Vergiftung durch Urethane äußert sich vor allem in starken Verlängerungen der Perioden, die bis zu 36 Std beanspruchen können (statt des Normalwertes unseres Materials von 25 Std).

BÜHNEMANN hatte beschrieben, daß Gifte wie Cyanid zwar den von der endogenen Tagesrhythmik gesteuerten Vorgang, in jenem Fall die Sporulation von *Oedogonium*, unterdrücken können, das „endodiurnale System" aber weiterläuft. Es zeigte sich nämlich, daß nach Verringerung der Giftkonzentration die Rhythmik sofort wieder, und zwar mit *unveränderter Phasenlage*, auftritt. Darum sollte geprüft werden, wie sich die Pflanzen nach der Aufhebung einer Urethan-Vergiftung verhalten. Bei der Prüfung dieser Frage trat noch ein besonderes Phänomen auf, welches der Kompensation eines durch extreme Temperatur bedingten Fehlers der endogenen Rhythmik (BÜNNING und LEINWEBER, LEINWEBER) völlig analog ist. Auch darüber soll berichtet werden.

2. Methodik

Die Versuche wurden, so wie früher (BÜNNING) beschrieben, mit abgeschnittenen Pflanzen von *Phaseolus multiflorus* durchgeführt; die Registrierung erfolgte wieder im Dauerlicht. Bei den Kontrollversuchen (abgeschnittene Pflanzen in Wasser) ergeben sich Bilder wie das in Abb. 1 dargestellte. Das Urethan bzw. Phenylurethan

wurde mit dem Transpirationsstrom geboten. Zur Beobachtung des Verhaltens nach dem Entfernen des Giftes wurde die Lösung einfach durch Wasser ersetzt.

3. Arretierung der Rhythmik

Das Aufhören der Rhythmik bei hohen Urethan-Konzentrationen wurde schon mitgeteilt. Erreichbar ist dieser Effekt unter unseren Versuchsbedingungen bei Urethan-Konzentrationen von ungefähr 0,5% an (natürlich ist hierbei die Stärke des Transpirationsstromes wichtig). Phenylurethan bedingt den gleichen Effekt in Konzentrationen von 0,05% an.

Allerdings sind an den Blättern der mit Urethan oder Phenylurethan behandelten Pflanzen bei solchen Konzentrationen schon immer starke Schäden sichtbar. Jedoch ist umgekehrt zu beachten, daß andersartig bedingte Schäden, auch wenn

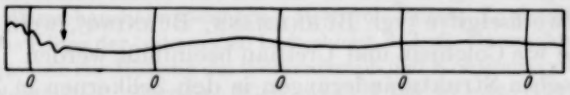

Abb. 2. Unterdrückung der Rhythmik durch eine Lösung von 0,1% Phenylurethan, die 12 Std, nämlich bis zu der durch einen Pfeil gekennzeichneten Zeit, eingewirkt hat. Anschließend Ersatz der Lösung durch Wasser

sie zum fast völligen Abtöten der Spreiten führen, die Rhythmik noch weiterlaufen lassen (BÜNNING).

Um die Rhythmik durch eine *kurze* Einwirkung der Urethane zu unterdrücken, sind natürlich höhere Konzentrationen notwendig. Eine Urethan-Lösung von 2% muß etwa 12—24 Std einwirken, um zu verhindern, daß nach der anschließenden Übertragung in Wasser die Rhythmik wieder auftritt. Bei Phenylurethan genügen hierzu, gleiche Einwirkungsdauer vorausgesetzt, 0,05—0,01%ige Lösungen (Abb. 2). Auch bei dieser Art der Versuchsdurchführung ist die Unterdrückung der Rhythmik mit starken sichtbaren Schäden der Spreiten verknüpft.

Ein Wiederauftreten der Rhythmik nach Urethan- oder Phenylurethan-Vergiftung war nur zu beobachten, wenn die Bewegung nicht schon völlig unterdrückt war. Das heißt die Urethane bedingen offenbar entweder einen völligen Stillstand des endodiurnalen Systems oder, wenn sie in schwächeren Konzentrationen wirken, nur Verzögerungen in seinem Gang. Dadurch unterscheidet sich deren Wirkung deutlich etwa von der des Cyanids, das, wie erwähnt, das endodiurnale System äußerlich unerkennbar weiterlaufen läßt und dabei nachweislich nicht einmal seine Geschwindigkeit modifiziert.

4. Wiederkehr kürzerer Perioden nach Beendigung der Giftwirkung

Wie sehr die Phasen der endogenen Tagesrhythmik durch Urethane verschoben werden, mögen einige in Tabelle 1 dargestellte Beispiele zeigen. Es handelt sich um Versuche, bei denen Urethan oder Phenylurethan 12—24 Std einwirkte und den Pflanzen dann wieder Wasser geboten wurde.

Tabelle 1. *Zeitliche Lage der Senkungsmaxima beim Aufenthalt in Wasser bzw. während und nach einer mehrstündigen Einwirkung von Urethanen.* Die Einwirkung der Lösung beginnt mit dem Versuch, also zur Zeit 0

Behandlung	Lage des 1., 2. usw. Senkungsmaximums, Std nach Versuchsbeginn				
	1.	2.	3.	4.	5.
Wasser	5,6	29,6	55,8	81,0	108,3
Wasser	5,0	32,4	55,8	81,0	106,7
12 Std 2% Urethan	5,1	38,3	58,8	81,1	—
24 Std 1% Urethan	4,6	37,7	59,4	82,8	106,8
24 Std 2% Urethan	2,9	45,7	62,3	84,0	106,3
12 Std 0,05% Phenylurethan . .	3,0	53,0	77,5	99,3	—

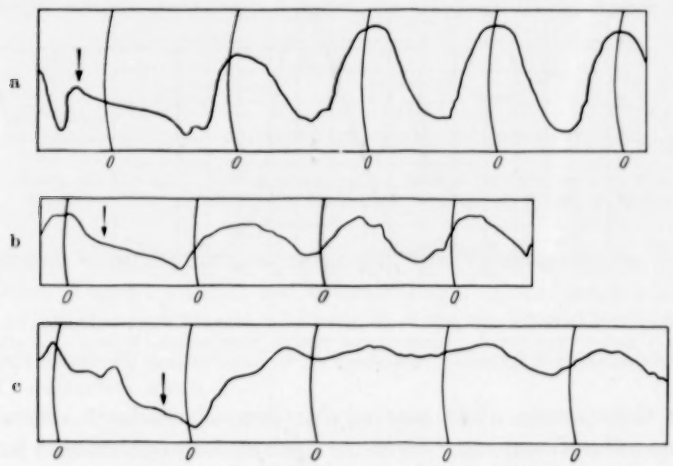

Abb. 3a—c. Beispiele für das Verhalten der Rhythmik bei Pflanzen, die vorübergehend mit 2%iger Urethan-Lösung vergiftet und anschließend in Wasser übertragen wurden. Darbietung des Giftes bis zu den durch Pfeile gekennzeichneten Zeiten. Dauer der Urethandarbietung: a 8 Std, b 12 Std, c 24 Std

Diese aus einem größeren Material (vgl. dazu die Gesamtauswertung weiter unten) herausgegriffenen Versuche zeigen zunächst wieder die starke Verlängerung der Perioden während der Urethan-Einwirkung (das Gift wirkt natürlich vorübergehend auch dann noch, wenn die Pflanze wieder in Wasser übertragen worden ist). Die maximal erreichte Periodenlänge finden wir aus der zeitlichen Differenz des 1. und 2. Senkungsmaximums. Es sind Werte bis zu etwa 50 Std. Im Durchschnitt zeigte sich bei 8—24 Std langer Einwirkung von Urethan in 1—2%iger Lösung eine Periodenlänge von $33{,}3 \pm 1{,}3$ Std (11 Messungen), also ein ähnlicher Wert (36,3 Std) wie der, der vorher (BÜNNING) für Pflanzen gefunden wurde, auf die andauernd 1% Urethan einwirkte.

Was nun aber besonders auffällt (vgl. Tabelle 1) ist die Tatsache, daß sich die zeitliche Differenz gegenüber den Kontrollen mit zunehmendem

Tabelle 2. *Periodenlänge bei den Wasserkontrollen und bei Pflanzen, die vorübergehend der Urethan-Einwirkung ausgesetzt gewesen waren.* In beiden Fällen sind nur die mit dem zweiten Senkungsmaximum beginnenden Schwingungen berücksichtigt, es ist also das Verhalten *nach Beendigung der Vergiftung* gekennzeichnet

Behandlung	Periodenlänge, Std	Anzahl der Messungen
Wasser	$25{,}3 \pm 0{,}2$	46
erst Urethan, dann Wasser	$23{,}4 \pm 0{,}3$	48

Zeitabstand von der Giftwirkung immer mehr verkleinert. Das 5. oder auch schon das 4. Senkungsmaximum kann wieder zur gleichen Tageszeit liegen wie bei den Kontrollen. Das heißt *die Periodenlängen sind*

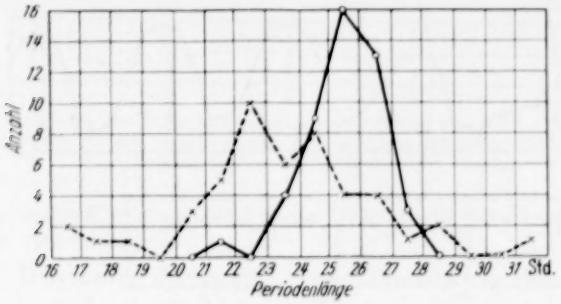

Abb. 4. Anzahl von Perioden mit den in der Abszisse genannten Periodenlängen (zwischen 16 und 17, 17 und 18 Std usw.). Ausgezogene Kurve: Kontrollen (Wasser). Gestrichelte Kurve: Verhalten von Pflanzen, die *vorher* in Urethan-Lösung gestanden hatten

nach der Giftwirkung nicht nur wieder dem Normalwert angenähert, sondern gegenüber diesem sogar verkürzt. Auch in den abgebildeten Kurven (Abb. 3) kommt das klar zum Ausdruck. Tabelle 2 gibt die summarische Auswertung des Gesamtmaterials.

Die Abkürzung der Periodenlänge *nach* der Giftwirkung ist nicht sehr stark (etwa 2 Std); sie ist aber gesichert. Deutlicher wird die Differenz, wenn wir das Bild der Streuung (Abb. 4) berücksichtigen: Der Effekt ist in vielen Fällen sehr klar. Der Mittelwert wird nur dadurch ungünstig beeinflußt, daß die Abkürzung bei manchen Pflanzen unterbleibt oder sogar noch eine Verzögerung erkennbar ist. Das ist verständlich, weil es oft längere Zeit dauern mag, bis das Gift genügend verdünnt ist (dafür können Unterschiede der Transpiration verantwortlich sein). Die Gipfel der Häufigkeitskurven in Abb. 4 zeigen eine Differenz von 3 Std.

Bei diesen Versuchen war nun mit der Möglichkeit zu rechnen, daß die Abkürzung der Periodenlänge nicht Folge einer Gegenreaktion ist, sondern die Verkürzung etwa eintritt, weil die geringe noch vorhandene Giftkonzentration nicht hemmt, sondern (analog zu anderen Giftwirkungen) fördert. Dann aber hätte sich eine Abkürzung der Periodenlänge

mit *noch geringeren* Urethan-Konzentrationen auch schon *während* der Giftdarbietung zeigen müssen. Schon die früher veröffentlichten Messungen (BÜNNING) sprechen gegen diese Möglichkeit. Sie wurde aber nochmals geprüft: Sobald sich überhaupt eine Wirkung zeigte, bestand diese *zunächst* immer in einer Hemmung.

Das beschriebene Verhalten erinnert natürlich an die Störung der Rhythmik durch extrem niedrige Temperatur. Auch nach vorübergehender starker Abkühlung zeigt sich erst eine Verlängerung der Perioden, dann aber eine „über das Ziel hinausschießende" Abkürzung (BÜNNING und LEINWEBER, LEINWEBER) als Ausdruck einer regulativen Gegenreaktion.

Bei den Temperaturversuchen hat sich der Kompensationsprozeß auch noch anders geäußert: Dauert die niedrige Temperatur während

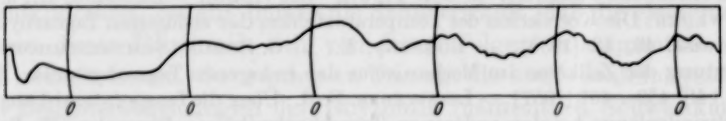

Abb. 5. Beispiele für eine Bewegungskurve bei Dauer-Darbietung von Phenylurethan (0,02 %). Die Perioden sind anfänglich verlängert, später verkürzt

des ganzen Versuchs fort, so zeigt sich die Verzögerung im Gang der endogenen Tagesrhythmik nur wenige Tage. Dann macht sich jener Kompensationsprozeß geltend, und die Temperaturabhängigkeit der Periodenlänge wird beseitigt, wobei wieder eine gewisse „Überkompensation" auftreten kann.

Ein derartiges Phänomen tritt gelegentlich auch bei der Daueinwirkung von Urethanen ein. So ist in Abb. 5 einer der Versuche mit Urethan und Phenylurethan dargestellt, die zunächst eine starke Verzögerung der Periodenlänge, anschließend trotz fortdauernder Einwirkung der Gifte deren Abkürzung auf Werte bis zu etwa 20 Std herunter erkennen lassen. Daß dieses Phänomen im Gegensatz zu den Ergebnissen der Temperaturversuche nicht immer auftritt, ist verständlich; denn den „Bemühungen" der Kompensation wirkt entgegen, daß sich die Giftkonzentration im Blatt bei der Dauerdarbietung der Gifte immer mehr erhöht. Nur wenn die Transpiration zu Versuchsbeginn relativ stark, später relativ schwach war, dürfte jenes Phänomen erleichtert sein.

Zusammenfassung

Durch Urethane ist eine völlige Arretierung der endogenen Tagesrhythmik möglich. Die Rhythmik tritt dann (im Gegensatz etwa zum Verhalten nach Cyanid-Vergiftung) nicht spontan wieder auf. Die Wiederherstellung annähernd normaler Bewegungen nach der Vergiftung setzt voraus, daß diese die Rhythmik nur verzögert, nicht aber ganz unterdrückt hatte.

Die Vergiftung veranlaßt ähnlich wie extrem niedrige Temperaturen eine Gegenreaktion. Das äußert sich darin, daß *nach* einer Vergiftung die Periodenlänge zunächst erheblich gegenüber dem Normalwert abgekürzt sein kann (um 2—3 Std). Auch bei einer Dauereinwirkung des Giftes macht sich eine solche Kompensation gelegentlich bemerkbar.

Herrn Lars Lörcher danke ich für die Hilfe bei der Durchführung der Versuche, der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die weitere Förderung der Arbeiten.

Literatur

Bühnemann, F.: Das endodiurnale System der *Oedogonium*-Zelle. II. Der Einfluß von Stoffwechselgiften und anderen Wirkstoffen. Biol. Zbl. **74**, 691—705 (1955). — Bünning, E.: Versuche zur Beeinflussung der endogenen Tagesrhythmik durch chemische Faktoren. Z. Bot. **44**, 515—529 (1956). — Bünning, E., u. F.-J. Leinweber: Die Korrektion des Temperaturfehlers der endogenen Tagesrhythmik. Naturwiss. **43**, 42 (1956). — Bünning, E., u. G. Schöne-Schneiderhöhn: Die Bedeutung der Zellkerne im Mechanismus der endogenen Tagesrhythmik. Planta (Berl.) **48**, 459—467 (1957). — Leinweber, F.-J.: Über die Temperaturabhängigkeit der Periodenlänge bei der endogenen Tagesrhythmik von *Phaseolus*. Z. Bot. **44**, 337—364 (1956).

Prof. Dr. E. Bünning, Tübingen, Botan. Institut der Universität

Planta, Bd. 48, S. 459—467 (1957)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Tübingen

DIE BEDEUTUNG DER ZELLKERNE IM MECHANISMUS DER ENDOGENEN TAGESRHYTHMIK

Von

ERWIN BÜNNING und GISELA SCHÖNE-SCHNEIDERHÖHN

Mit 5 Textabbildungen

(Eingegangen am 28. Oktober 1956)

1. Einleitung

Bei den Bemühungen, den Mechanismus der endogenen Tagesrhythmik aufzudecken, besteht immer die Schwierigkeit, daß die elementaren Prozesse dieser Rhythmik sich von deren Folgen experimentell nicht leicht trennen lassen. So wurden zu Unrecht die stoffwechselphysiologischen Begleiterscheinungen der Rhythmik (namentlich Schwankungen der respiratorischen und assimilatorischen Leistungsfähigkeiten) als Glieder im Mechanismus der endogenen Tagesrhythmik angesehen (BÜNNING 1942). Immer deutlicher aber zeigt sich, daß wir es bei diesen Stoffwechselschwankungen (vgl. die Zusammenfassung bei BÜNNING 1956a) nur mit *Folgen* der Rhythmik zu tun haben. Am klarsten ergibt sich das aus den Versuchen BÜHNEMANNs an *Oedogonium:* Die Rhythmik läuft auch bei der Anwendung mehrerer spezifischer Stoffwechselgifte weiter. Andererseits zeigte sich (BÜNNING 1956b, 1957), daß Gifte wie Colchicin, Urethan und Phenylurethan, von denen bekannt ist, daß sie auf die Zellkerne wirken, den Gang der endogenen Tagesrhythmik stark zu stören vermögen. Da solche Substanzen auf die strukturelle Ordnung in Kerneiweißen wirken, lag die Vermutung nahe, daß der Rhythmik Strukturänderungen in den Zellkernen zugrunde liegen.

Nach diesen Befunden wurde es notwendig, tagesperiodischen Kernzustandsänderungen größere Aufmerksamkeit zu schenken. Solche Zustandsänderungen sind schon früher beschrieben worden (BÜNNING 1942); sie äußern sich z. B. in tagesperiodischen Schwankungen der Größe und Sichtbarkeit der Kerne. Diesen Veränderungen in den Kernen wurde aber seinerzeit keine größere Aufmerksamkeit geschenkt, eben weil zu Unrecht die Stoffwechselschwankungen als das Primäre, die Kernzustandsänderungen als etwas Sekundäres betrachtet wurden. Jetzt müssen wir gerade eine umgekehrte Beziehung vermuten.

Den auf den folgenden Seiten mitgeteilten Ergebnissen liegen zahlreiche Einzelmessungen zugrunde. Alle Messungen der Kerngrößen beruhen auf Umrißzeichnungen mit dem Zeichenapparat. Generell mußte beachtet werden, daß die Kerngrößen sich aus den verschiedensten Ursachen heraus verändern können. Die Vorbehandlung und das Alter der Pflanzen sind solche beeinflussenden Faktoren.

Schlußfolgerungen über tagesperiodische Veränderungen können also nur gezogen werden, wenn das zugrunde liegende Material wirklich einheitlich ist.

2. Kerne der Schließzellen von *Allium cepa*

a) Allgemeines. Als erstes Objekt wählten wir die Schließzellen von *Allium cepa*, weil hier die Kerne der Untersuchung im lebenden Zustand, an abgezogenen Epidermisstreifen, leicht zugänglich sind. Auch ist bekannt, daß in Schließzellen endogen tagesperiodische Vorgänge ablaufen können; sie äußern sich hier in tagesperiodischen Öffnungs- und Schließungsbewegungen unter konstanten Außenbedingungen. Ferner ist bekannt, daß die Kerne der Schließzellen bei manchen Pflanzen im Zusammenhang mit den lichtbedingten Öffnungs- und Schließungsbewegungen Formänderungen aufweisen können (Weber).

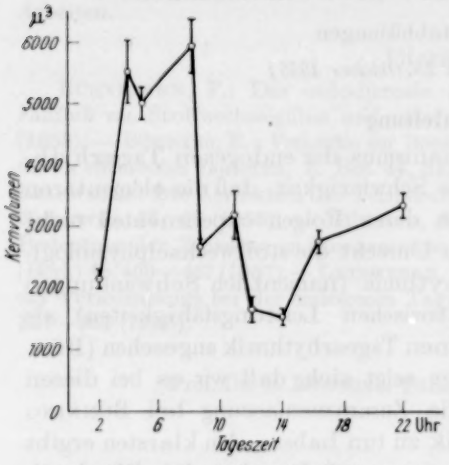

Abb. 1. *Allium cepa.* An lebenden Zellen gemessene Volumina der Zellkerne in den Schließzellen der Blattepidermis am zweiten Tage des Beginns von Dauerlicht und konstanter Temperatur. Mittelwerte aus je 20—30 Einzelmessungen. Zu den Mittelwerten sind durch die senkrechten Striche deren mittlere Fehler mit angegeben

Zur Untersuchung dienten 3 bis 4 Wochen alte Keimpflanzen, die eine Höhe von 10—15 cm erreicht hatten.

b) Messungen an lebendem Material. Im normalen Licht-Dunkel-Wechsel (von 22—8 Uhr Dunkelheit) zeigten sich starke tagesperiodische Veränderungen der Zellkerne, die durch die Angaben in Tabelle 1 gekennzeichnet seien.

Es bestehen also sehr starke Volumenschwankungen, und die Kerne sind nur dann gut sichtbar, wenn sie relativ klein sind. Diese Beobachtung haben wir immer wieder bestätigt gefunden.

Tabelle 1. *Zustandsänderungen der Zellkerne von Schließzellen bei Allium cepa im normalen Licht-Dunkel-Wechsel (Dunkelheit von 22—8 Uhr).* Letzte Ziffern der Mittelwerte und mittleren Fehler abgerundet

Tageszeit	Sichtbarkeit der Kerne	Kernvolumen in μ^3 (Mittelwerte und mittlere Fehler)	Anzahl der Messungen
8.00	schlecht	4250 ± 230	54
10.00	schlecht	5380 ± 330	22
14.30	gut	5220 ± 100	18
15.00	gut	2370 ± 190	14
22.45	gut	1770 ± 100	48

Weiterhin sollte nun geprüft werden, ob sich diese Schwankungen in konstanten Bedingungen fortsetzen. Dazu wurden die Pflanzen nach der Darbietung des Licht-Dunkel-Wechsels in eine Klimakammer mit schwachem Dauerlicht (1 Leuchtstoffröhre) bei einer konstanten Temperatur von etwa 20° übertragen. Die Ergebnisse sind in Abb. 1 zusammengestellt. Es ist deutlich erkennbar, daß sich die Volumenschwankungen unter den konstanten Außenbedingungen fortsetzen. Das größte Volumen wird weiterhin zu der Tageszeit erreicht, in der ursprünglich der Übergang von Dunkelheit zu Licht erfolgte, das geringste etwa in der Tageszeit, die ursprünglich der Mitte der Lichtperiode entsprach.

c) Messungen an fixiertem Material. Nach diesen Untersuchungen an lebenden Zellen wurde nun weiterhin geprüft, ob ein entsprechendes Verhalten auch an fixierten Kernen feststellbar ist. Fixiert wurde mit dem Fixiergemisch nach NAWASCHIN.

Tabelle 2. *Wie Tabelle 1, jedoch fixiertes Material.* Kernvolumina in willkürlichen Einheiten

Tageszeit	Kernvolumen (Mittelwerte und mittlere Fehler)	Anzahl der Messungen
8.00	$0{,}61 \pm 0{,}04$	40
14.00	$1{,}04 \pm 0{,}07$	28
23.00	$1{,}02 \pm 0{,}09$	24

Die Ergebnisse waren wesentlich anders als die mit frischem Material gewonnenen. Während des normalen Licht-Dunkel-Wechsels wurden beispielsweise die in Tabelle 2 genannten Werte gefunden.

Durch die Fixierung werden also die ursprünglichen Differenzen beseitigt oder sogar gegenteilige Verhältnisse geschaffen. Diese Frage haben wir nicht weiter geprüft. Jedenfalls erscheinen Untersuchungen an frischem Material vorerst sinnvoller.

3. Kerne aus dem Bewegungsgewebe von *Phaseolus multiflorus*

Nach diesen Ergebnissen an Kernen von Schließzellen interessierte uns natürlich vor allem das Verhalten des Bewegungsgewebes in den primären Blattgelenken von *Phaseolus multiflorus*, da diese unser Hauptobjekt bei den Studien über die endogene Tagesrhythmik sind. Allerdings mußten wir hier, da im lebenden Zustand nicht genügend Kerne leicht erkennbar sind, mit fixiertem Material arbeiten (Fixiergemisch nach NAWASCHIN). Als Material dienten im Gewächshaus aufgezogene Pflanzen in einem Alter von etwa 3 Wochen. Die Proben aus dem Gelenk zwischen Spreite und Blattstiel wurden unter konstanten Außenbedingungen entnommen. Dazu kamen die Pflanzen ebenso wie bei den vorher erwähnten Versuchen mit *Allium* unmittelbar vor dem Tag der Probeentnahme in Klimakammern mit Dauerlicht.

Man erkennt aus den Abb. 2a und b deutlich Volumenschwankungen, die in Ober- und Unterseite nicht parallel, aber auch nicht antagonistisch verlaufen. Die Kurven zeigen eine gewisse Ähnlichkeit und vor allem auch eine Ähnlichkeit mit dem Verhalten der Kerne in Spaltöffnungsschließzellen.

Wir haben diese Messungen am Bewegungsgewebe nicht weiter fortgesetzt, einmal weil die Fixierung ja, wie erwähnt, die ursprünglichen Verhältnisse stark modifizieren kann, außerdem aber, weil bei diesem

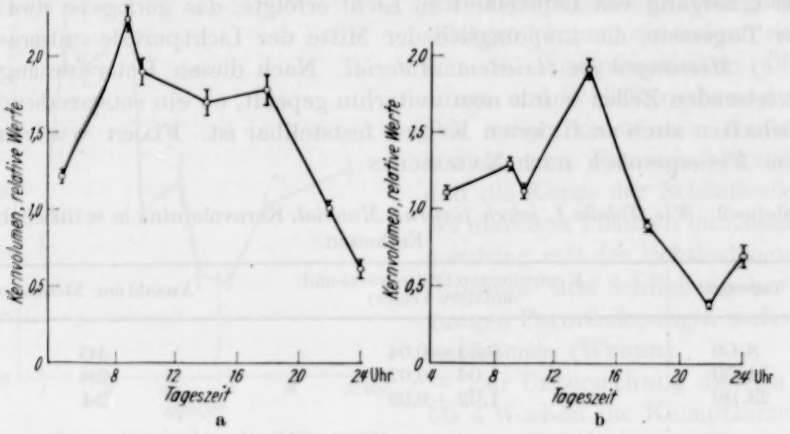

Abb. 2a u. b. *Phaseolus multiflorus*. An fixierten Zellen gemessene Volumina der Kerne im Bewegungsgewebe des Gelenks zwischen Blattstiel und -spreite. Mittelwerte aus je 100—150 Einzelmessungen für die Unterseite (a) und Oberseite (b). Die Proben wurden am Tage nach der Übertragung in Dauerlicht entnommen. Die Kernvolumina sind hier in willkürlichen Einheiten angegeben (welche sich durch die Ausmessung der Zeichnungen mit dem mm-Maß ergaben)

Material die Gefahr besteht, daß die Veränderungen teilweise Folge geänderter osmotischer Verhältnisse in den Zellen sind. Auch für die Schließzellen besteht diese Gefahr natürlich. Darum schienen uns Untersuchungen an Geweben ohne starke tagesperiodische Volumenschwankungen der Zellen, also an Zellen außerhalb von Bewegungsgewebe, wichtig zu sein.

4. Kerne der verschiedenen Gewebe in der Blattspreite von *Phaseolus*

Die Kerne wurden an fixiertem Material ausgemessen. Fixiert wurde in diesem Fall mit einem Gemisch aus Chromsäure, Pikrinsäure, Kaliumbichromat, Propionsäure und Zinkchlorid[1]. Tabelle 3 enthält die relativen Kernvolumina für Pflanzen, die im Gewächshaus aufgezogen, am Tage vor dem Eintauchen der Proben aber wieder in die Klimakammer übertragen worden waren. Das Material entsprach dem im vorhergehenden Abschnitt genannten.

[1] Wie bei G. Schoser: Protoplasma 47, 105 (1956).

Tabelle 3. *Phaseolus multiflorus, relative Kernvolumina zu verschiedenen Zeiten im Dauerlicht nach tagesperiodischem Licht-Dunkel-Wechsel.* Jeder Wert ist ein Mittelwert aus genau 100 Einzelmessungen

Tageszeit	Oberseiten-epidermis	Unterseiten-epidermis	Schwamm-Parenchym	Palisaden-Parenchym
5.00	$0{,}23 \pm 0{,}02$	$0{,}28 \pm 0{,}01$	$0{,}29 \pm 0{,}02$	$0{,}28 \pm 0{,}02$
14.00	$0{,}21 \pm 0{,}01$	$0{,}16 \pm 0{,}01$	$0{,}40 \pm 0{,}02$	$0{,}35 \pm 0{,}02$
23.00	$0{,}20 \pm 0{,}02$	$0{,}13 \pm 0{,}01$	$0{,}28 \pm 0{,}01$	$0{,}32 \pm 0{,}02$

Auch diese Ergebnisse seien hier nur kurz mitgeteilt, weil sie wegen der schon erwähnten Veränderungen durch das Fixiermittel kaum weitere Schlußfolgerungen zulassen.

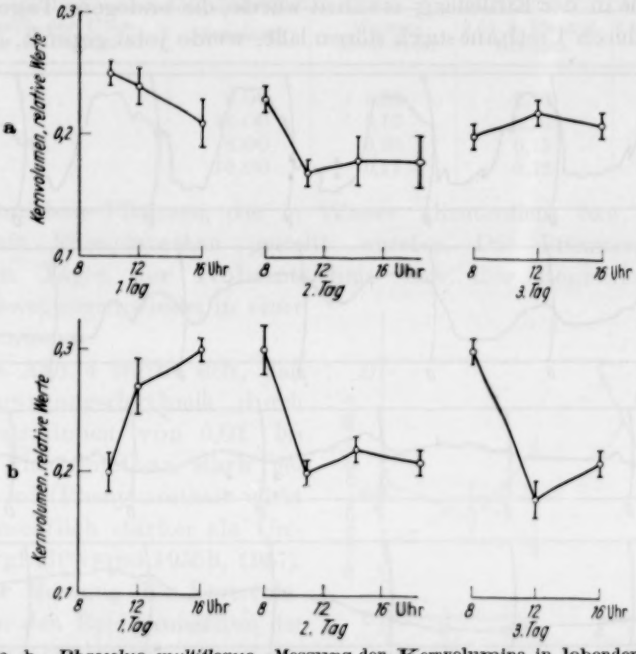

Abb. 3a u. b. *Phaseolus multiflorus.* Messung der Kernvolumina in lebenden Zellen der Epidermis der Unterseite (a) und Oberseite (b) des Blattes. Kernvolumina in willkürlichen Einheiten. Bei den Abszissen ist angegeben, ob es sich um den ersten, zweiten oder dritten Tag nach der Übertragung in Dauerlicht handelt. Mittelwerte aus je 17—89 (meist mehr als 50) Einzelmessungen

5. Kerne der Epidermis von *Phaseolus multiflorus*

Um nun sowohl etwaige sekundäre Einflüsse im Zusammenhang mit den Bewegungsvorgängen als auch Einflüsse des Fixierungsmittels nach Möglichkeit auszuschließen, arbeiteten wir weiterhin mit lebenden Epidermiszellen der Blätter von *Phaseolus multiflorus.*

Die Volumenschwankungen der Kerne waren geringer als bei den Schließzellen von *Allium cepa,* jedoch konnten sie eindeutig gesichert werden. Sie setzten sich, wie Abb. 3 zeigt, unter konstanten Bedingungen

(wieder Dauerlicht und konstante Temperatur einer Klimakammer) mehrere Tage fort. Ähnlich wie bei den Schließzellen waren die Volumina zu den Tageszeiten am größten, an denen in den vorangegangenen Tagen der Wechsel von Dunkelheit zu Licht erfolgt war. Ausnahmen kommen, wie auch Abb. 3 zeigt, vor, sind aber sehr selten. Da die Unterschiede bei den Epidermiszellen der Oberseite größer waren als bei denen der Unterseite, arbeiteten wir weiterhin nur mit der oberseitigen Epidermis. Auch hierbei erwies es sich wieder als wichtig, auf gleichen Zustand des Materials zu achten, um die Versuche auswerten zu können.

6. Der Einfluß von Phenylurethan auf die Volumenschwankungen

Da, wie in der Einleitung erwähnt wurde, die endogene Tagesrhythmik sich durch Urethane stark stören läßt, wurde jetzt geprüft, ob auch

Abb. 4a—d. *Phaseolus multiflorus.* Beeinflussung der Blattbewegungen durch Phenylurethan. Die Lösung wurde den abgeschnittenen Pflanzen mit dem Transpirationsstrom geboten. Registrierung im Dauerlicht der Klimakammer. a Kontrolle ohne Phenylurethan, b 0,01-, c und d 0,02 %ige Phenylurethanlösung. 0 = Mitternacht

die Volumenschwankungen der Kerne hierdurch beeinträchtigt werden können. Wir haben solche Versuche sowohl an *Allium cepa* (Schließzellen) als auch an *Phaseolus multiflorus* (Ober-Epidermis der Blattspreite) vorgenommen. Hier soll nur auf die Versuche mit *Phaseolus multiflorus* eingegangen werden, weil wir für dieses Objekt auch über Versuche zur Beeinflussung der Blattbewegungsrhythmik verfügen.

Sowohl für das Studium des Verlaufs der Blattbewegungen wie für die Untersuchung der Volumenschwankung der Zellkerne dienten

Tabelle 4. *Phaseolus multiflorus, Einfluß von Phenylurethan auf die Volumenschwankungen der Zellkerne.* Kernvolumina in willkürlichen Einheiten, Mittelwerte aus je 45—80 Einzelwerten. Die mittleren Fehler dieser Mittelwerte waren nie größer als 0,01

Tag nach der Übertragung in Dauerlicht	Tageszeit	Wasserkontrollen	0,10 % Phenylurethan	0,05 % Phenylurethan
1.	8.00	0,23	0,13	0,12
	14.00	0,13	0,23	0,26
2.	8.00	0,26	0,16	0,12
	14.00	0,14	0,18	0,19

Tabelle 5. *Wie Tabelle 4, Mittelwerte aus 45—64 Einzelwerten.* Mittlere Fehler in der Regel nicht über 0,01, nur für den untersten Wert der letzten Spalte 0,02

Tag nach der Übertragung in Dauerlicht	Tageszeit	Wasserkontrollen	0,01 % Phenylurethan	0,05 % Phenylurethan
1.	8.00	0,20	0,13	0,12
	14.00	0,15	0,20	0,23
2.	8.00	0,20	0,15	0,13
	14.00	0,17	0,32	0,27

abgeschnittene Pflanzen, die in Wasser (Kontrollen) bzw. in Lösungen mit Phenylurethan gestellt wurden. Die Pflanzen standen an den Tagen der Probeentnahme bzw. der Registrierung der Blattbewegungen wieder in einer Klimakammer.

Aus Abb. 4 ergibt sich, daß die Bewegungsrhythmik durch Konzentrationen von 0,01 bis 0,02% Phenylurethan stark gestört wird (Phenylurethan wirkt also wesentlich stärker als Urethan, vgl. BÜNNING 1956b, 1957). Bei der Messung der Kernvolumina in den Epidermiszellen der Oberseite fanden wir eine eigenartige Beeinflussung durch Phenylurethan: Die Volumenschwankungen verliefen etwa antagonistisch zu denen der Kerne bei den Wasserkontrollen (Abb. 5). Dieses Ergebnis konnte mehrfach bestätigt werden. Wir bringen hierzu die Tabellen 4 und 5.

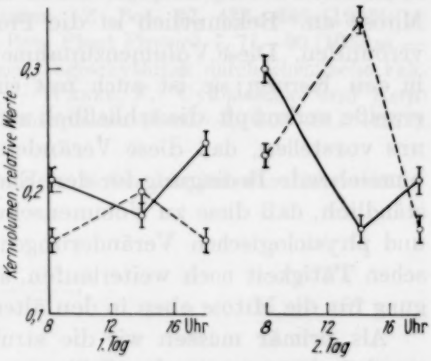

Abb. 5. *Phaseolus multiflorus.* Kernvolumina, gemessen in lebenden Zellen der Epidermis der Blattoberseite bei abgeschnittenen Pflanzen, die in Wasser (ausgezogene Kurve) bzw. 0,01 %iger Phenylurethanlösung (gestrichelte Kurve) standen. An der Abszisse ist angegeben, ob es sich um den ersten oder zweiten Tag nach der Übertragung in Dauerlicht (und zugleich in das Wasser bzw. die Phenylurethanlösung) handelt. Jeder Wert ist ein Mittelwert aus 40—65 Einzelmessungen

Eine so völlige Umkehr hatten wir nicht erwartet, sondern nur mit einer gewissen zeitlichen Verschiebung oder Unterdrückung von Volumenschwankungen gerechnet. Mindestens aber können wir sagen, daß

die Phenylurethankonzentrationen, die die Bewegungsrhythmik stark beeinflussen, auch einen starken Einfluß auf die Schwankungen der Kernvolumina haben. Dafür, daß der Effekt auf die Kerne der Epidermiszellen stärker ist als die Wirkung gleicher Konzentrationen des Phenylurethans auf die Bewegungsrhythmik, muß wohl vor allem der Umstand verantwortlich gemacht werden, daß das Gift offensichtlich auf die Epidermiszellen schneller einwirkt. Hier lassen sich (bei noch größeren Konzentrationen) auch deutlich früher Schäden feststellen als in dem kompakten Gewebe der Gelenke, welches eben nicht so rasch von dem Gift durchtränkt wird.

7. Besprechung der Ergebnisse

Nach diesen Ergebnissen können wir in der Ansicht bestärkt werden, daß tagesperiodische strukturelle Veränderungen in den Zellkernen ein elementares Geschehen im Mechanismus der endogenen Tagesrhythmik sind. Dafür spricht nicht nur das Vorkommen solcher Schwankungen bei den verschiedenartigsten Geweben, sondern auch die Beeinflußbarkeit mit Urethanen. Hier ist also vielleicht ein Ansatzpunkt für eine weitere Aufklärung der endogenen Tagesrhythmik gegeben.

Eine Möglichkeit zur Interpretation der Volumenschwankungen selber bietet sich vielleicht durch einen Hinweis auf Vorgänge bei der Mitose an. Bekanntlich ist die Prophase mit einer Volumenzunahme verbunden. Diese Volumenzunahme ist Ausdruck bestimmter Vorgänge in den Kernen; sie ist auch mit einer Strukturänderung der Spindeleiweiße verknüpft, die schließlich zur Spindelbildung führt. Wir können uns vorstellen, daß diese Veränderungen eine notwendige, aber keine hinreichende Bedingung für den Eintritt der Mitose sind. Es wäre verständlich, daß diese zu Volumenschwankungen führenden strukturellen und physiologischen Veränderungen nach der Beendigung der mitotischen Tätigkeit noch weiterlaufen, aber eine andere notwendige Bedingung für die Mitose eben in den älteren Kernen nicht mehr gegeben ist.

Als primär müssen wir die strukturellen und physiologischen Zustandsänderungen in den Zellkernen ansehen. Sekundäre Folgen sind einerseits (solange die Zellen jung sind) die bekannten tagesperiodischen Schwankungen der Mitosebereitschaft, andererseits (auch noch in älteren Zellen) alle im Zusammenhang mit der Erforschung der endogenen Tagesrhythmik erkannten tagesperiodischen Schwankungen des Stoffwechsels, der Reaktionsart auf äußere Einflüsse usw.

Zusammenfassung

Tagesperiodische Volumenschwankungen von Zellkernen wurden für folgende Objekte festgestellt: Schließzellen von *Allium cepa*, Zellen des Bewegungsgewebes in den Gelenken sowie in der Epidermis und im Mesophyll der Blattspreite von *Phaseolus multiflorus*.

In der Regel sind die Kerne gegen Ende der Dunkelperiode und zu Anfang der Lichtperiode am größten, im Laufe der Lichtperiode werden sie kleiner.

Durch die Fixierung können sich die Unterschiede ausgleichen oder sogar umkehren.

Die Volumenschwankungen setzen sich unter konstanten Bedingungen (Klimakammer mit Dauerlicht) fort.

Durch Phenylurethan sind diese Volumenschwankungen so stark modifizierbar, daß die Maxima und Minima der Volumina zu völlig anderen Tageszeiten erreicht werden. Dabei sind Konzentrationen wirksam, die auch die endogen tagesperiodischen Blattbewegungen deutlich beeinflussen.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danken wir für die Förderung der Untersuchungen, Fräulein Ruth Kautt, Herrn Lars Lörcher, Frau Dr. Helga Vogt-Beekmann und Herrn Ludwig Wassermann für die Hilfe bei der Durchführung und Auswertung der Versuche.

Literatur

Bühnemann, F.: Das endodiurnale System der *Oedogonium*-Zelle. II. Der Einfluß von Stoffwechselgiften und anderen Wirkstoffen. Biol. Zbl. **74**, 691—705 (1955). — Bünning, E.: Untersuchungen über den physiologischen Mechanismus der endogenen Tagesrhythmik bei Pflanzen. Z. Bot. **37**, 433—486 (1942). — Endogenous rhythms in plants. Annual Rev. Plant Physiol. **7**, 71—90 (1956a). — Versuche zur Beeinflussung der endogenen Tagesrhythmik durch chemische Faktoren. Z. Bot. **44**, 515—529 (1956b). — Weber, F.: Cytoplasma- und Kernzustandsänderungen bei Schließzellen. Protoplasma (Berl.) **2**, 305—311 (1927).

Prof. Dr. E. Bünning, Tübingen, Botan. Institut der Universität

Planta, Bd. 48, S. 468—522 (1957)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Bonn

VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN DES EIWEISS-HAUSHALTS BEIM STRECKUNGSWACHSTUM VON BLÜTENBLÄTTERN UND ANDEREN ORGANEN*

Von

HEINRICH MATTHAEI

Mit 15 Textabbildungen

(Eingegangen am 26. August 1956)

A. Problemstellung

Die vorliegende Arbeit versucht die Frage zu klären, ob das pflanzliche Streckungswachstum notwendig an ein gleichzeitiges Plasmawachstum gebunden ist.

Es ist ein Verdienst von FREY-WYSSLING und seinen Mitarbeitern, ab 1940 mit Nachdruck erneut die Frage des Eiweiß-Haushalts der sich streckenden Pflanzenzelle zu Diskussion gestellt zu haben. Sie beobachteten, daß während des reinen Streckungswachstums (StrW) von Roggenfilamenten, Maiscoleoptilen, Oenotherenhypanthien und Weizenwurzeln der Eiweiß-N (EN) vermehrt wurde, wenn diese Vermehrung auch meistens (Ausnahme: Weizen) bei weitem nicht mit der Vergrößerung des Zellvolumens Schritt hielt. Daraus folgerten sie, es müsse beim StrW das Eiweiß-Gerüst des Protoplasmas ausgebaut werden und sprachen diesem Protoplasmawachstum eine, wenn auch nicht näher definierte, so doch immerhin wichtige Bedeutung für den Mechanismus der Zellstreckung zu.

Diese mit der damals herrschenden Ansicht in Widerspruch stehende These hat manches Bestechende für sich; ist es doch wenig wahrscheinlich, daß allgemein eine so scharfe Trennung zwischen plasmatischem Wachstum und StrW bestehen sollte, wie sie, teils aus didaktischen Gründen, vielfach angenommen wurde. Zudem lassen gerade die neuesten Erkenntnisse über die enge Verzahnung des Protoplasten mit der jungen wachsenden Wand erwarten, daß wenigstens die wandnahen und wandverwobenen Teile des Cytoplasmas beim starken Flächenwachstum der Wände vermehrt werden. Ein solches Plasmawachstum könnte durchaus ein wichtiges Teilglied in der Mechanik des StrW bedeuten, worauf besonders auch THIMANN (1954) hinweist.

Wäre die Frage von FREY-WYSSLING in diesem eingeengten Sinne gestellt worden, so hätte die entsprechende Analyse sich besonders auf das der Wand verwobene Cytoplasma richten müssen. Aber erst CHRISTIANSEN und THIMANN (1950)

* Dissertation der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Bonn.

sowie OOTA und Mitarbeiter (1953) haben N-Analysen von gründlich ausgewaschener Wandsubstanz durchgeführt. Sie haben tatsächlich eine Zunahme der „Zellwandproteine" beim StrW gefunden, doch erscheint es mir als recht fraglich, ob die angewandte chemisch-präparative Methodik dieser Fragestellung gewachsen ist[1].

Es ist nun für das Folgende wichtig, auf die tatsächlichen Grundlagen der älteren und der neueren Ansicht hinzuweisen. Jene basierte ausschließlich auf qualitativen „Eiweiß"-Mikro-Reaktionen und hatte damit den Vorteil einer gewissen cytologischen Lokalisation. Diese aber beruht auf quantitativen Bestimmungen des gesamten EN, dessen Analyse ferner jeweils größere Gewebestücke unterworfen wurden. Daß auch dies Verfahren mit schweren Nachteilen verbunden sein kann, geht aus folgender Überlegung hervor:

Zunächst dürfte es nicht ohne weiteres richtig sein, die quantitativen Veränderungen des EN mit denen der Plasmamenge gleichzusetzen, da „Plasma" nicht nur aus „Eiweiß" besteht. Ferner brauchen sich nicht alle Gewebe und Zellen der analysierten Organe und Organstücke gleich zu verhalten. Auch bleibt ungeklärt, welcher Teil des gefundenen EN wirklich in den einzelnen morphologischen Fraktionen des Cytoplasmas, welcher aber im Kern und u. U. auch im Zellsaft lokalisiert ist. Selbst im Cytoplasma befindliches Eiweiß kann „Struktureiweiß" oder bzw. und „Enzymeiweiß", andererseits aber auch „Reserveeiweiß" sein. Schließlich wird vorläufig nur die Bilanz von wahrscheinlich gleichzeitiger Proteinsynthese und Proteolyse festgestellt. Steigende Bilanz beweist daher lediglich, daß Synthese stattfindet, fallende, daß Proteolyse erfolgt; sie verrät hingegen nicht das absolute Ausmaß beider Prozesse. Und so bleibt ferner die Möglichkeit offen, daß auch z. B. während einer Abnahme des gesamten EN der Bestand einzelner Fraktionen noch erhalten, ja vergrößert wird. Diese Erwägungen mögen von vornherein anzeigen, daß alle nun zu besprechenden früheren wie auch meine daran anzuschließenden eigenen Befunde nur Hinweise, nicht aber Beweise für oder gegen die fragliche These sein können.

Nachdem schon SCHLEIDEN 1838 beim pflanzlichen Wachstum die Streckung von der Zellvermehrung unterschieden, MOHL 1846 aber das Auftreten von „mit wäßrigem Saft erfüllten Höhlungen" (= Vakuolen) im Protoplasma der sich streckenden Zelle beschrieben hatte, sprach bereits HOFMEISTER 1867 von der Ausdehnung der Zellen, „während deren ihr Gehalt an zellenbildungsfähigem Protoplasma, zunächst wenigstens, sich sehr verringert". Wie unsicher freilich die damaligen

[1] Volumenmessungen des wandständigen Plasmabelages sollten in diesem Zusammenhang überhaupt nicht ins Feld geführt werden. Zum Beispiel haben BLANK und FREY-WYSSLING (1941) selbst gefunden, daß die für dasselbe Objekt plasmometrisch gemessene Vergrößerung etwa den Faktor 10 hatte, die kjeldahlanalytisch bestimmte aber nur rund den Faktor 2. Unter Plasmawachstum sollte hier aber nicht Volumenvergrößerung, sondern nur Vermehrung der Plasma-Trockensubstanz verstanden werden.

Ansichten über das Schicksal der Quantität der eiweißartigen Substanz in den wachsenden Zellen aus methodischen Gründen tatsächlich waren, scheint SACHS durchaus bewußt geworden zu sein. (Vgl. die „Mikrochemischen Untersuchungen" und besonders die darauffolgende „Keimungsgeschichte der Dattel", beide 1862). Beobachtungsgrundlage — auch anderer Autoren — waren ja ausschließlich cytologische Studien, vorzüglich nach qualitativen Mikroreaktionen, wie Biuret-, Jod- und Xanthoproteinreaktion. Immerhin äußerte SACHS 1868, daß beide entgegengesetzten Möglichkeiten vorkämen: „Das Protoplasma kann bei jenen Vorgängen an Masse immer mehr zurücktreten, .. In anderen Fällen aber vermehrt sich das Protoplasma bei der Volumenzunahme der Zelle." Und in den 1882 gedruckten „Vorlesungen über Pflanzenphysiologie" charakterisierte er vorsichtig, es finde bei der Streckung „keine proportionale Vermehrung der organischen Substanz, sondern in der Hauptsache nur Wassereinlagerung statt", es sei „dabei jedoch nicht ausgeschlossen, daß die jetzt noch immer dünnen Zellwände Zellstoff einlagern und das Protoplasma ein wenig an Masse zunehmen kann". Der letzteren SACHSschen ähnliche Aussagen kehrten bis in die dreißiger Jahre wieder (NOLL 1894, PFEFFER 1897, JOST 1904, F. A. F. C. WENT 1931, MILLER 1938). Beachtenswerterweise formulierte JOST 1913: „Dagegen *bedarf* es keiner Vermehrung des Protoplasmas bei der Streckung." Eine allgemeine Aussage über die genaue Bilanzlage wurde so vermieden, ja sogar die Negation eines kausalen Zusammenhanges gewagt!

Erst die modernere Mikro-Kjeldahl-Methode bot die Möglichkeit, den EN-Gehalt einzelner rasch wachsender Organe quantitativ zu untersuchen und damit eigentlich nur eine Mindestforderung an einen Beweis der zitierten älteren Behauptungen zu erfüllen. So beobachtete SCHUMACHER (1932) gelegentlich anderer Studien, daß Korollen von *Hydrocleis* und *Dahlia* vor und nach einem beträchtlichen Flächenwachstum den gleichen EN-Gehalt aufwiesen und schloß hieraus bereits auf eine „Konstanz" der Eiweißmenge bei der Entfaltung dieser Objekte.

Nachdem auch PRIESTLEY eine Plasmavermehrung beim StrW schon 1929 vollkommen verneint hatte, mehrten sich in der Folge derartige kategorische, nicht auf neuen experimentellen Befunden fußende Aussagen: SIERP 1936, BOYSEN-JENSEN 1939, BECK 1941. Ihnen gegenüber lassen die Ergebnisse von GRANICK (1938) wieder schließen, daß im von $^1/_3$ auf $^2/_3$ seiner Endlänge heranwachsenden Tabakblatt der EN der chloroplastenfreien Masse in ähnlichem Ausmaß zunimmt wie das Frischgewicht. Und SMIRNOW berichtete 1928 sogar über eine starke Vermehrung des gesamten EN pro Fläche des wachsenden Tabakblattes.

Tieferdringende Aufmerksamkeit fand unsere Frage erst bei BLANK und FREY-WYSSLING (1940/41, 1944), WIRTH (1946) und KOPP (1948). Es kam zu den obengenannten Beobachtungen und weitreichenden Schlußfolgerungen. Mit diesen stimmen besonders gut die Befunde von BROWN und BROADBENT (1950) überein: Die Zellen der Erbsenwurzel vermehren ihren Eiweiß-Gehalt vom meristematischen bis zum ausgewachsenen Zustand. Dabei nimmt der EN pro Zellvolumen jedoch gleichfalls ab. Wenn man aus Total-N(TN)-Analysen ohne weiteres auf den Proteinhaushalt schließen dürfte, wären REID (Cow-pea-Wurzel, 1941), WANNER (Zwiebelwurzel, 1950) sowie AVERY und ENGEL (Haferkoleoptile, 1954) als Zeugen für die These FREY-WYSSLINGs zu nennen, doch dürfte ein solcher Schluß kaum zulässig sein.

Neueren Beobachtungen von Robinson und Brown (1952) zufolge werden auch während des reinen Längenwachstums der Wurzelzellen von *Vicia Faba* die Eiweiße vermehrt. Morgan und Reith (1954) bestätigten dies noch durch die Analyse des α-Amino-N der Proteine. Doch fanden Robinson und Brown, daß diese Vermehrung nicht mit allen Wachstumsphasen ihres Objektes korrespondiere: Im Meristem, besonders aber bereits in einem hinteren Abschnitt der Streckungszone, wo die Zellen ihr Volumen nur noch durch Verbreiterung beträchtlich vergrößern, *sinkt* ihr EN-Gehalt. Nach Abschluß des StrW bauen sowohl die Wurzelgewebe von *Pisum* als die von *Vicia* sichtlich Eiweiß ab.

Derartige Beobachtungen steigender und anschließend fallender EN-Bilanz während des StrW desselben Objektes wurden von Erickson und Goddard schon 1951 mitgeteilt: Die Zellen der Maiswurzelspitze vermehren ihren EN vom Beginn bis etwa zum Höhepunkt der Verlängerung und verlieren auffallenderweise gerade ungefähr diesen Zuwachsbetrag bei der weiteren Ausdehnung. Der erste Nachweis einer Überschneidung des StrW mit EN-Zu- und -Abnahme scheint schon von Combes (1935) zu stammen. Er erwähnte, sie für das Perigon der Lilienblüte erkannt zu haben.

Alle diese Ergebnisse stehen also untereinander in merkwürdigen Widersprüchen und vermögen unsere Frage nach der notwendigen Beteiligung des Plasmawachstums beim Streckungswachstum nur unbefriedigend zu klären. Sie weisen zunächst darauf hin, daß die Dinge im einzelnen viel mannigfaltiger und verwickelter liegen könnten, als dies bisher angenommen wurde. Teilweise zeigen sie freilich, ähnlich wie auch die hier mitzuteilenden eigenen Ergebnisse, daß u. U. im selben Organstück gleichzeitig StrW und bloße Erhaltung, ja sogar Verminderung des Eiweißbestandes, vorkommen. Dies aber ist ein klarer Hinweis gegen die Annahme, StrW sei grundsätzlich notwendig an ein Plasmawachstum gebunden (vgl. auch Schumacher und Matthaei 1955). Es wäre indessen immer noch möglich, daß verschiedene Organe auf verschiedenen Entwicklungsstufen ihrer Protoplasten mit der reinen Streckung beginnen: die einen könnten z. B. bei Beginn die gesamten für das StrW erforderlichen und noch mehr Eiweiße angesammelt haben, die anderen aber genötigt sein, die Eiweißsynthese im Überschuß über den gleichzeitigen Abbau fortzusetzen.

Darum halte ich es für unbedingt erforderlich, daß man sich nicht auf die Analyse der unter irgendwelchen Umständen gegebenen Verhältnisse beschränkt, sondern gleiche Objekte unter planmäßig variierten Bedingungen beobachtet. Denn wenn überhaupt allein aus einer Parallelität, d. h. hier Gleichzeitigkeit und bzw. oder Proportionalität, zweier Vorgänge auf deren kausale Verbundenheit zu schließen ist, so muß diese Parallelität wenigstens unter abgewandelten Bedingungen aufrechterhalten bleiben, soweit diese innerhalb eines gewissen, dem allgemeinen physiologischen

Geschehen zuträglichen Bereiches liegen. Auf Grund solcher Gedankengänge haben einige Autoren bereits gleiche Objekte ohne und mit Einwirkung verschiedener Wuchs- und Hemmstoffe beobachtet[1].

Die entsprechenden Versuche von CHRISTIANSEN und THIMANN (1950) mit Erbsen-Stengelstücken beweisen allerdings nicht, wie THIMANN 1951 selbst hervorhebt, daß die Bildung von neuem Cytoplasma ein notwendiger Teil des StrW ist. BURSTRÖM (1951) hingegen versuchte umgekehrt, die gedachte Kausalverbindung Auxin/Protoplasmawachstum/Zellstreckung zu widerlegen: Die Zunahme des EN ganzer junger Weizenwurzeln ist weitgehend unabhängig vom Gehalt der Nährlösung an IES und Antiauxinen, welche das Längenwachstum stark hemmen oder fördern. Zwar erweist sich auch die Zellvermehrung ± unbeeinflußt, doch dürfte darum noch nicht bewiesen sein, daß der EN-Haushalt des Meristems, der ausgewachsenen Zone und also auch der sich streckenden Zellen in allen Fällen gleich ist. Die Möglichkeit von Stoffverschiebungen, z. B. in die jeweils jüngste Streckungszone, als eine Stelle eventuellen Bedarfes, wurde leider nicht ausgeschlossen. Nachdem J. BONNER bereits 1949 gezeigt hatte, daß das StrW von auf Rohrzuckerlösung schwimmenden Haferkoleoptilstücken durch Zusatz von IES bzw. IES + Arginin weit stärker gefördert wird (+ 22 bzw. + 50%) als die EN-Vermehrung (+ 2 bzw. + 6,5%), lieferten BOROUGHS und BONNER 1953 den klarsten „Beweis" gegen die Kausalverbindung, den wir bisher haben: Das durch IES gesteigerte StrW von auf Lösung schwimmenden Haferkoleoptilstücken ist weder von einer erhöhten (und überhaupt nur geringfügigen) EN-Vermehrung noch einer größeren Umsatzrate der Eiweiße begleitet (Einbau von C^{14}-markiertem Glykokoll bzw. Leucin).

Bei einem Teil der im folgenden zu berichtenden Versuche habe ich nun aus den genannten Erwägungen heraus die Temperatur, und zwar möglichst als einzige Bedingung, variiert. Dadurch sollte geprüft werden, ob sich die beiden Prozesse unabhängig voneinander zeitlich verschieben und vielleicht sogar ihre Verlaufsrichtungen in entgegengesetztem Sinn verändern lassen.

Ich habe stets darauf hingearbeitet, möglichst viele Entwicklungsstadien und damit eine geschlossene Kurve des EN-Gehaltes von einem tunlich jungen Stadium an bis möglichst zum Ende des StrW oder zu einem noch späteren Zeitpunkt zu erfassen. Variation der Bedingungen einerseits sowie Darstellung des Zeitverlaufs der beobachteten Vorgänge andererseits mochten manchen Widerspruch zwischen den Ergebnissen früherer Autoren verständlicher machen. Meist wurde außer dem EN auch

[1] Frl. Dr. E. ENGELBRECHT sandte mir freundlicherweise Auszüge unveröffentlichter Protokolle, die dafür sprechen, daß ganze l. c. erwähnte *Phaseolus*-Wurzeln je nach der qual. Zusammensetzung der Nährlösung bei Zunahme oder leichter Abnahme des EN wachsen.

der lösliche N (LN) derselben Probe bestimmt. Das erleichtert die Beurteilung gelegentlich vorkommender zweifelhafter Analysenergebnisse. Vor allem aber wurde dadurch ein wesentlich umfassenderes Bild vom N-Haushalt des einmal ausgesuchten Materials gewonnen. So können aus der TN-Bilanz gewisse Schlüsse auf den Import und Export von N-Körpern gezogen werden, wenngleich wir im Auge behalten müssen, daß zunächst auch hier evtl. nur eine Bilanz zwischen gleichzeitiger Aufnahme und Abgabe gemessen wurde.

B. Methodik

1. Meine Objekte waren durchweg kurzlebige Organe: Korollen bzw. Blütenblätter verschiedener Mono- und Dikotylen sowie die Staminalfilamente der Funkie und Sporogonstiele von *Pellia*. Nach Beendigung ihres StrW folgt für sie sogleich oder doch bald als letzter Lebensakt das Absterben. Sie bieten so den Vorteil, während ihres StrW wahrscheinlich weitaus weniger andere, auf ein längeres Leben mit spezialisierten Leistungen gerichtete Differenzierungen in sich zu vollbringen, als etwa die Gewebe in den Streckungszonen von Stengeln und Wurzeln oder den Spreiten der Laubblätter. Als Nachteil möchte ich demgegenüber die geringere histologische Einheitlichkeit der verwendeten Blütenorgane hervorheben: Die intensive Streckung beginnt hier nach viel weiter fortgeschrittener Ausdifferenzierung, z. B. der Epidermen (Stomata, Haare) und der Leitbündel (zumal der Protophloeme und -xyleme!) als etwa bei den Zellen am proximalen Ende eines Wurzelmeristems. Fast rein findet sich das Phänomen des Übergangs vollkommen embryonalen Gewebes zu lauter ausgestrecktem Parenchym unter meinen Objekten aber in den *Pellia*-Sporogonstielen.

2. Probennahme. Alle gemessenen Größen, das Frischgewicht (FG), die Fläche (FL) bzw. Länge (L) sowie der EN- und LN-Gehalt der Organe können sich beim Wachstum verändern. Daher müssen Proben gewählt werden, welche zur selben Zeit gleich sind und also selbst als Bezugskonstante dienen können[1]. Solche nenne ich „*homologe Proben*" (HP). Um Fehldeutungen bei der zeitlichen Zuordnung verschiedener Vorgänge zu vermeiden, müssen die Proben in möglichst kurzen Zeitabständen von der Pflanze abgenommen werden. Andererseits dürfen die zu beobachtenden Veränderungen in der Kürze der Beobachtungsintervalle gegenüber der unvermeidlichen geringen Ungleichheit der HPn nicht zu klein werden. Meine in geeigneter Weise zusammengesetzten HP wurden teils nach Vorversuchen und Ermittlung der gewöhnlichen Streuungen, teils empirisch nach Maßgabe ihrer Bewährung gewählt.

[1] Wie kritisch andere häufig benutzte Bezugs-„Konstanten" zu bewerten sind, hat Gouwentak (1929) ausführlich dargetan. Die von einigen anderen Forschern neuerdings geforderte Auswertung auf Zellbasis würde hier nicht mehr leisten, da nur die Veränderungen von Proben mit gleicher Zellenanzahl festzustellen sind.

Tabelle 1. *Altersdatierung (Zeitpunkt „0"), Zusammensetzung und Anzahl der homologen Proben bei den einzelnen Objekten*

Objekt	Charakteristik des Zeitpunktes „0"	Zusammensetzung jeder einzelnen homologen Probe (HP)	Anzahl der homologen Proben (HP)	Eiweiß-N (EN_0) γ/HP	Löslicher N (LN_0) γ/HP
Pellia epiphylla, Sporogonstiele	mittlere Länge 3,7 mm	40—70 Seten	2 von denselben Thalli	74	150/50 Seten
Hosta coerulea (A—D) und *Hosta lancifolia* (E, F), Filamente	Knospenlänge A: 20—22 mm B, D, E, F: 22—24 mm C: 24—26 mm	die 18 Filamente aus 3 Knospen	je nach Zahl der gleichzeitig verfügbaren gleichlangen Knospen: 9—18	B: 232 E: 191	93 —
Tulipa Gesneriana, verschiedene Sorten, Tepalen	Beginn der ersten Blütenöffnung	eine innere und eine äußere Tepalenhälfte	2	580—1300	350—925
Hydrocleis nymphaeoides, Petalen	verschieden, vom Zeitpunkt der Knospenöffnung bis 2^h vorher	6 Petalenhälften von 2 Blüten	2	400—500	225—360
Cichorium Intibus, Blütenzungen	Beginn der intensiven Streckung bei gutem Wetter	jeweils 40 bis 60 Zungen aus 30 Inflorescenzen derselben Pflanze	mindestens 10 möglich ohne innere zu benutzen	260	82
Dahlia variabilis „Morgenlicht", Blütenzungen	Zungen noch parallel zur Blütenstandsachse, geradeaus nach vorn gerichtet	4 kreuzweise gegenüberstehende von 8 Zungen eines Körbchens	2	230—460	210—325
Cosmos bipinnatus, Blütenzungen	Öffnung des inneren Hüllkelches	wie bei Dahlia	2	65—198	34—84
Anemone silvestris, Petalen	Zungen noch grünlich, parallel zur Blütenachse gestellt	aus 6 Blüten 3mal Petalen Nr. 2 und 5 sowie 3mal Petalen Nr. 3 und 4	2	510—1290	—

Tabelle 1 gibt Auskunft über ihre Zusammensetzung, Anzahl sowie ihren ungefähren Gehalt an EN und LN im Zeitpunkt „0": EN_0 und LN_0. Der Zeitpunkt „0" ist als derjenige Zeitpunkt festgesetzt, in welchem ein Objekt sich im ebenfalls in Tabelle 1 beschriebenen Anfangsstadium seiner intensiven Streckung befindet.

Die genannten anfänglichen N-Mengen meiner HPn sind so groß, daß die Ungenauigkeit der Mikro-Kjeldahl-Analysen mit $\pm 1{,}4\,\gamma$ im Höchstfall $\pm 5\,\%$, in der Regel aber weniger als $\pm 1\,\%$ ausmachen kann. Hauptfehlerquelle ist die gelegentliche Ungleichheit der HPn, bei Blatthälften offenbar infolge mangelhafter Symmetrie. Auch mit individuellen Unterschieden hinsichtlich des physiologischen Verhaltens in Parallelversuchen mußte gerechnet und daher möglichst gleichartiges, unter denselben Bedingungen herangewachsenes Pflanzengut ausgesucht werden.

Bei *Tulipa* und *Hydrocleis* wurde die *Blatthälftenmethode* angewandt. Die an der Pflanze stehenbleibenden Hälften wurden bei diesen Objekten durch den Halbierungsschnitt weder in ihrem weiteren Wachstum noch N-Haushalt merklich beeinflußt, wenn die Versuchsdauer kurz, direkte Sonnenstrahlung fern und gegebenenfalls die Luft im Thermostaten feucht gehalten wurde. Die in der Regel durchgeführte Vereinigung der Hälften eines äußeren und inneren Perigonblattes (Tepale) der Tulpen erscheint als statthaft, da sich bei gelegentlichen getrennten Analysen äußerer und innerer Tepalenhälften keine Unterschiede gezeigt haben. Auch COMBES (1935) hat für „calice pétaloide" und „corolle" der Lilie einen nahezu identischen EN- und LN-Haushalt gefunden. Zur Trennung der Blütenblätter in obere und untere „Hälften" (oH, uH) wurde vor ihrer Längsteilung ein kurzer Tuschestrich mit einer Feder nach Augenmaß mitten quer über den Mittelnerv gezogen, und die sodann abgetrennte Blatthälfte, auf Millimeterpapier liegend, in dieser Marke senkrecht zur Längsachse mit einem Rasiermesser quergeteilt.

3. Die Messungen. Unmittelbar nach Abschneiden wurden die Proben nötigenfalls von anhaftenden Pollen, Sporen usw. mit einem Pinsel befreit und gewogen. Längen wurden auf Millimeterpapier gemessen bzw. Flächen auf Papier mit einer Nadel umstochen. Der Flächeninhalt der so festgehaltenen Umrisse wurde, mit Millimeterpapier bedeckt, ausgezählt (bei den kleinen Flächen genauer als Planimetrieren!).

Gefällt und filtriert wurde anfangs nach SCHUMACHER (1929: mit 5 ml Tannin 4%, Glasfritten), später und hauptsächlich folgendermaßen:

Die Proben wurden mit wenigen Tropfen Trichloressigsäure p.a. (Merck), 10% (TCE) im Mörser zerrieben, mit insgesamt 5 ml TCE kurz gerührt, beim Eintrichtern in Jenaer Reagensgläser (20×3 cm) auf etwa 40 ml verdünnt und für 10' auf 60° gebracht. Die allgemein schwer filtrierbaren Eiweißfällungen von Blütenblättern ließen sich durch N-arme Papierfilter S. u. S. 2095 5—10mal schneller filtrieren als durch Glasfritten, wenn das in die verschraubbare Plexiglasnutsche[1] (Abb. 1) eingespannte Filter rechtzeitig vor seinem Dichtwerden — nach Bedarf 1—3mal — ausgewechselt wurde. Zum vollkommen klaren Durchlauf dichtete ich jedes Filter mit etwa 10 mg Glaspulver „Mikrofil-Spezial"[2] ab. Der wiederholt bestimmte Durchschnittsblindwert des 2,5 cm-Filters (0,8) samt „Mikrofil" (0,1) betrug $0{,}9\,\gamma$ N; es wurde $1\,\gamma$ N pro Filter subtrahiert. Nach Absaugen mit Gasballastpumpe und gründlichem Nachspülen mit H_2O kam das Filter samt Glasring[3] und daran haftenden Teilchen zurück ins Reagensglas. Darin wurde nach Zusatz von Selenreaktions-

[1] Angefertigt von Feinmechanikermeister Glaser, Institut für Tierphysiologie, Bonn.

[2] Proben vom Hersteller, Mikro-Technik, Miltenberg a. M., freundlich überlassen.

[3] Anfertigung planparalleler Supremax-Glaszylinder durch Fa. Hellma, Mülheim (Baden).

gemisch (Merck) und 2 ml konz. H_2SO_4 p.a. (Merck), allseitigem Benetzen der Probe und Auflegen eines trichterförmigen Deckels auf dem Sandbad etwa 4^h verascht. Die mit H_2SO_4 angesäuerten Filtrate wurden auf einem Sandbad eingeengt und ebenso verascht. Übliche Mikro-Kjeldahl-Destillation, n/100 Normallösungen, Indicator Methylrot/Methylenblau nach TASHIRO, Titration auf $\pm 1{,}4\,\gamma$ genau. Stets 2 Blindproben.

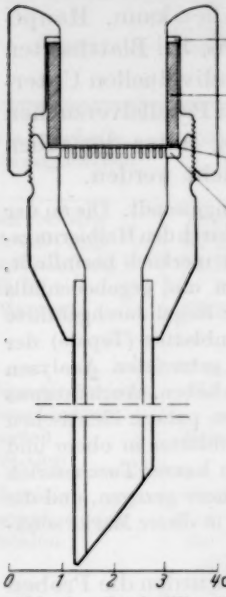

Abb. 1. *Papierfilter-Nutsche aus Plexiglas. PF* N-armes Papierfilter S. u. S. 2095, *GZ* planparalleler Hartglaszylinder, *MS* Mipolamscheibe, *PS* Plexiglassieb

4. Kurvendarstellung. Um die Veränderungen der gemessenen Größen in der Zeit graphisch anschaulich und platzsparend darzustellen, habe ich, soweit die Meßergebnisse eines Versuches für eine größere Anzahl von HP vorlagen, direkt die gefundenen Absolutwerte (Ordinaten) gegen die Zeiten der Probennahme (Abszissen) abgetragen. Wo aber nur Paare von HP verfügbar waren, mußte ich die prozentualen Veränderungen der zweiten gegenüber der ersten Probe in aufeinanderfolgenden Beobachtungsintervallen sinngemäß aneinanderreihen.

Die Werte für Zeitpunkt „0": Fläche$_0$ (FL_0), Frischgewicht$_0$ (FG_0) und Total-N$_0$ (TN_0) wurden $= 100$ gesetzt und die Ordinaten für spätere Zeitpunkte dementsprechend als neuer Stand gegenüber dem jeweils letzten Kurvenpunkt nachfolgenden Gleichungen berechnet:

$$1)\ FL_{n'} = FL_{n-1}\frac{FL_{n''}}{FL_{n-1''}};$$

$$2)\ TN_{n'} = TN_{n-1} + \frac{TN_{n-1}}{TN_{n-1''}}(TN_{n''} - TN_{n-1''});$$

$$3)\ EN_{n'} = EN_{n-1} + \frac{TN_{n-1}}{TN_{n-1''}}(EN_{n''} - EN_{n-1''}).$$

Statt FL wurde auch FG, statt EN auch LN eingesetzt.

Dabei bezeichnen die Indices n'' und $n-1''$ die für ein HP-Paar im Zeitpunkt n und $n-1$ gemessenen absoluten Werte, $n-1$ die Ordinate des Kurvenpunktes für das Ende des vorangegangenen Intervalls, n' die Einzelwerte für Parallelversuche, n die Ordinate des neuen Kurvenpunktes, welche sich als arithmetisches Mittel der Einzelwerte ergibt.

Die Bilanz zwischen EN und LN innerhalb des TN ergibt sich also durch Bezug aller N-Differenzen auf den zu Anfang des jeweiligen Intervalls vorhandenen TN. Die Lage der berechneten Einzelwerte für FL und die N-Fraktionen wurde in den Diagrammen durch längere horizontale Striche angegeben. So wird zugleich eine Anschauung von den in den Einzelintervallen vorkommenden Streuungen vermittelt.

Mögen die gewonnenen Kurven wegen der kleinen Zahl von Parallelversuchen im einzelnen Zeitintervall und der möglichen Fehleraddition

besonders in den Endabschnitten nicht immer genau die Mittelwerte für eine größere Individuenzahl angeben, *so sind sie doch sicher ihrer Gestalt nach richtig*. Denn sie geben selbstverständlich die in den einzelnen Beobachtungsintervallen gleichzeitig eingetretenen Veränderungen ebenso genau wieder, wie es die Meßergebnisse selbst vermöchten. [Die gefundenen prozentualen Veränderungen im Intervall für EN und LN müssen sich als ($EN_{n'}$ bzw. $LN_{n'}$ minus EN_{n-1} bzw. LN_{n-1}): $TN_{n-1} \times 100$ ergeben.] In welchem Bereich von absoluten N-Mengen wir aber arbeiten, ist aus Tabelle 1 ersichtlich. Eine größere Anzahl von Parallelversuchen für die Intervalle der einzelnen Versuchsreihen wäre gewiß erstrebenswert gewesen. Die natürlichen Grenzen der Menge des gleichzeitig und dazu jahreszeitlich beschränkt verfügbaren Materials und der physischen Arbeitskraft eines einzelnen Experimentators erlaubten jedoch nicht, Versuchsreihen mit guter statistischer Sicherung durchzuführen, sondern geboten, statt dessen lieber eine größere Anzahl verschiedener Objekte zu untersuchen, auf daß die so gewonnenen Ergebnisse im Vergleich sich gegenseitig stützen möchten.

5. Ausschluß des Teilungswachstums. Um sicher zu gehen, daß in allen von mir untersuchten Fällen nur reines StrW vorlag, wurde cytologisch geprüft, ob vom Zeitpunkt „0" an bzw. vor diesem keine Kern- und Zellteilungen mehr ablaufen.

Die Fixage von Stadien in Zeitpunkt „0" und jüngeren erfolgte zu für Mitosen günstigen und womöglich verschiedenen Zeiten des Tages in Äthanol-Eisessig (3:1) und CRAF III; teilweise wurden 10μ-Paraffin-Längsschnitte in HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin, teilweise vollständige Längs- und Querhandschnitte in Karmineissigsäure gefärbt. Für jedes Stadium musterte ich von 2 Blüten je mindestens 5 Schnitte mit insgesamt 4000—20000 Kernen durch. Verschiedene Tulpensorten wurden nachträglich aus Treibkulturen genommen, alle übrigen Objekte als Parallelproben zum analysierten Material fixiert.

Tabelle 2 zeigt, daß die letzten Zellteilungen in allen Organen meist lange vor Erreichen der jüngsten N-analysierten Stadien stattfinden. Soweit die Probennahme nicht zu verschiedenen Tageszeiten erfolgt ist, um etwa periodisch auf bestimmte Stunden beschränkte Kernteilungen aufzufinden, bin ich wegen der beobachteten allgemein dichteren Struktur und veränderten Form der nicht mehr für teilungsfähig gehaltenen Kerne dennoch davon überzeugt, daß im folgenden nur *reines* StrW untersucht worden ist.

C. Ergebnisse

I. Gibt es Streckungswachstum (StrW) bei gleichzeitiger Abnahme des Eiweiß-N (EN)-Gehaltes?

a) Die EN-Kurven. Den erwähnten Funden anderer Autoren von beträchtlicher EN-Vermehrung während des StrW können hier zunächst einige weitere klare Beispiele zugesellt werden. Das Verhalten im

Tabelle 2. *Cytologische Prüfung auf reines Streckungswachstum der analysierten Stadien*

Objekt	Probennahme	Letzte Zellteilungen	Jüngste N-analysierte Stadien
Pellia epiphylla, Sporogonstiele	(keine Angaben)	nach ASKENASY (1874): in 1—2 mm langen Seten	2,0—4,5 (im Mittel 3,7) mm
Hosta coerulea, Filamente	2, 4, 8, 12, 16, 18 mm um 10^h und 16^h (25. bzw. 23. 7. 55)	10^h: in 16 mm langen Filamenten 16^h: in 12 mm langen Filamenten	16, im Mittel $\geq$ 17,5 mm lange Filamente
Tulipa Gesneriana, „Her Grace" (Mendel-Tulpe) sowie „Princess Beatr." (Triumph-T.), Tepalen	im Februar 55, etwa jeden dritten Tag zwischen 11 und 13^h	im Prokambium und schon sich ausdifferenzierenden Metaphloem 2 d, im übrigen Blütenblatt 5—8 d vor erster Blütenöffnung	Tepalen sich soeben zum erstenmal öffnender Blüten
Hydrocleis nymphaeoides, Petalen	10,2 und 0 h vor Blütenöffnung (etwa 8^h)	> 10 h vor Blütenöffnung	gelegentlich bis 2 h vor Blütenöffnung
Cichorium Intybus, Blütenzungen	17 und 5 h vor, 2 h nach Beginn der intensiven Streckung (2^h)	> 17 h vor Beginn der intensiven Streckung	beim frühestmöglichen Beginn der intensiven Streckung, 2^h (18.—24. 8. 55)
Dahlia variabilis „Morgenlicht", Blütenzungen	Beginn des ersten Blütetages (11. 9. 55) um 11^{30} und der folgenden um 6—8^h	vor Beginn des ersten Blütetages	zu Beginn des ersten Blütetages (Definition s. Tabelle 1)
Cosmos bipinnatus, rosa Sorte I, Blütenzungen	wie Dahlie	vor Beginn des ersten Blütetages	zu Beginn des ersten Blütetages (Definition s. Tabelle 1)
Anemone silvestris, Petalen	noch grünliche Knospen (25. 5. 55, 21^h)	im Knospenstadium	zu Beginn der Blütenöffnung

Freiland blühender roter Mendel-Tulpen am 2.—8. Blütetag ist in Abb. 2a dargestellt. Die Tulpen vermehrten ihren EN-Gehalt in diesen 7 recht kühlen Tagen mindestens proportional der Zunahme an Fläche (FL) und Frischgewicht (FG), am Anfang sogar noch stärker. Das StrW wurde unter gegebenen Umständen innerhalb des Beobachtungszeitraumes anscheinend nicht ganz abgeschlossen, so daß es gegen sein Ende hin die Eiweiß-Vermehrung noch übertroffen haben mag. Auch für die Petalen von *Magnolia Soulangeana var. Lennei hort.* wurde während der ersten 4 Blütetage in 3 Parallelversuchen übereinstimmend festgestellt, daß die EN-Zunahme diejenige von FL und FG an Ausmaß übertreffen kann:

FL: +41 ($\pm$6)%, FG: +33%, EN: +50 ($\pm$3)%.

In älteren Knospenstadien zeigten die Blütenhüllen von *Aristolochia elegans* gelegentlich sogar Extremfälle wie diesen:

FL: +75%, FG: +80%, EN: +237% (in 44 h).

Es kommt bei Blütenblättern aber anscheinend häufig (vgl. auch SCHUMACHER 1932) das entgegengesetzte Verhalten vor, d. h. intensives StrW bei gleichbleibendem bis stark zurückgehendem EN-Gehalt. So können die Blütenzungen der im Freiland stehenden *Dahlien*, wie ebenfalls schon SCHUMACHER fand und ich bestätigen kann, etwa die erste Hälfte ihres Flächenzuwachses während der Anthese bei gleichbleibender, die zweite aber bei sinkender EN-Bilanz durchführen (Abb. 2b).

Zwischen diesen absichtlich nebeneinandergestellten Extremen stehen aber viele Blütenentwicklungen mit anfänglicher Zunahme und anschließender Verminderung der Eiweiße [1]. Einen solchen Verlauf nimmt offenbar auch der EN-Haushalt bei der in Tabelle 3 dargestellten Streckung der Sporogonstiele von *Pellia*.

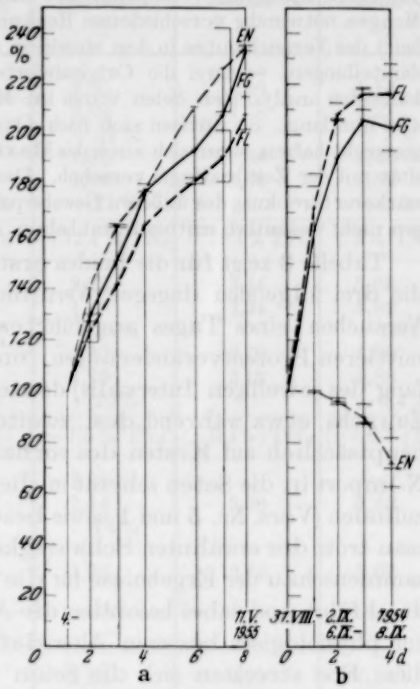

Abb. 2a u. b. *Streckungswachstum und Eiweiß-N-Gehalt der Korolle*: a Tepalen von *Tulipa Gesneriana* L., rote Mendel-Tulpe; 2.–8. Blütetag, Blüten an der Zwiebel im Freiland. b Blütenzungen von *Dahlia variabilis* Desf. „Morgenlicht"; 1.–4. Blütetag, Blütenstände an der Pflanze im Freiland. Fläche (*FL*), Frischgewicht (*FG*) und Eiweiß-N (*EN*) in Prozenten des Anfangswertes. Das Zeichen ⊐ verbindet die Lagezeichen der Einzelwerte (= längere horizontale Striche), soweit deren Zugehörigkeit zu einem Kurvenpunkt (Mittelwert) nicht ohne weiteres ersichtlich ist

Die Thalli, von welchen die Proben Nr. 1—9 stammen, wurden 6—8 Wochen vor dem Einbringen in die Wärme aus verschiedenen Wäldern der Umgebung Bonns geholt und in Eternit-Schalen mit Erde bei 1—3° C dunkel und feucht verwahrt. Kurz nach Einbringen des Materials in einen ebenfalls feucht gehaltenen Lichtthermostaten mit 22° C (= Zeitpunkt „0"), wo infolge geringen Abstandes der übereinandergestapelten Schalen nur sehr schwaches Tageslicht an die Moose herankam, begann das intensive StrW. Wie schon OVERBECK 1934 gefunden hatte, trat dieser Beginn leider bei den einzelnen Individuen nach recht verschieden langer Zeit ein. Darum wurden Sporophyten mit Stielen einer mittleren Längenklasse folgendermaßen ausgelesen: Nach 24 h entfernte ich aus den zur Untersuchung des Verhaltens während des „2. Tages" bestimmten Schalen alle Seten, welche < 4 oder > 8 mm,

[1] Daraus dürften viele der häufig nur auf wenige Stichproben gegründeten Ergebnisse früherer Autoren zu verstehen sein, da es so allein vom Zeitpunkt der Probennahme abhängt, welcher Befund erhoben wird.

nach weiteren 22 h aus allen übrigen Schalen alle, welche < 8 oder > 16 mm maßen. Die beiden HP wurden zu Anfang und Ende eines Tagesintervalls möglichst gleichmäßig von denselben Thalli aus *einer* Schale genommen. Mit einiger Übung kann man die Sporophyten unverletzt aus den Gametophyten herausziehen. Trotz dieser Auslese wurde nicht vollkommen erreicht, daß die mittleren Meßwerte der Anfangsproben für die folgenden gleich denen der Endproben der vorangegangenen Intervalle ausfielen; vermutlich z.T. infolge der durch die erforderlichen großen Mengen notwendig verschiedenen Herkunft (Standort und genetische Beschaffenheit) des Versuchsgutes in den einzelnen Schalen. Es sollen darum nicht Kurvendarstellungen, sondern die Originalwerte der Tabelle 3 angeführt werden. Die kürzesten analysierten Seten waren im Mittel 3,7, die längsten (hier angeführten) 42,6 mm lang. Sie dürften sich nach OVERBECKS Angaben alle auf ganzer Länge gestreckt haben, wenn sich auch das Maximum der momentanen Wachstumsintensität mit der Zeit basifugal verschob. Das Aufreißen einer zentralen Lücke infolge stärkerer Streckung der äußeren Gewebepartien dürfte die beobachteten Veränderungen nicht wesentlich mitbestimmt haben, da es nur maximal 1% aller Zellen erfaßt.

Tabelle 3 zeigt für die beiden ersten Streckungstage Vermehrung, für die drei folgenden dagegen Verminderung des EN an. Die unter den Versuchen eines Tages angeführten, durch „TN*a*" gekennzeichneten mittleren Prozentveränderungen innerhalb des TN (TN*a* = TN zu Anfang des jeweiligen Intervalls) deuten darauf, daß der anfängliche EN-Zuwachs, etwa während des „zweiten Tages" (im Mittel = +12,1%), hauptsächlich auf Kosten des vorhandenen LN erfolgt. Ein schwacher N-Import in die Seten scheint in dieser Zeit allerdings auch noch stattzufinden (Vers. Nr. 5 und 1 sowie besonders am „1. Tag": Nr. 11). Wenn man trotz der erwähnten Schwierigkeiten eine vorsichtig abwägende Zusammenschau der Ergebnisse für die aufeinanderfolgenden Versuchstage durchführt und dabei besonders die Anfangswerte EN pro Längeneinheit zur physiologisch besseren Altersdatierung verwendet, ergibt sich etwa dies: Erst streckten sich die Seten vom 3,7 mm-Stadium an um etwa +300% (auf etwa 14,8 mm) bei einem EN-Zuwachs von 40—50%[1]. Anschließend vergrößerten sie ihre damit erreichte Länge mindestens um weitere +150% und verloren dabei wenigstens 47% des größten EN-Bestandes. Da sie mit einer Länge von 42 mm keineswegs ausgewachsen waren, dürften die letzteren Zahlen vielleicht noch nicht das volle Ausmaß der nun entgegengesetzten Veränderungen angeben. Es kann demnach kein Zweifel darüber bestehen, daß hier ein großer Teil des StrW bei gleichzeitiger Eiweißverminderung erfolgt.

[1] CURTIS und CLARK (1950) haben von BOLD (1938) stammende Zeichnungen von Zellen aus *Pellia*-Seten ausgemessen und Zell- und Plasmavolumen berechnet. Es ergibt sich bei einer Vergrößerung des ersten um das 26,5fache (22 gegenüber 3 mm lange Seta) — unter Vermeiden eines unterlaufenen Rechenfehlers — eine 5,8fache bzw. mit Rücksicht auf die mittlerweile verschwindenden Stärkekörner eine 8,7fache Vergrößerung des zweiten. Mag auch das Plasmawachstum in jenem Fall — durch Umstände bedingt — größer gewesen sein, so dürfte sicherlich der größte Teil des Unterschiedes zwischen dem hier gefundenen Vergrößerungsfaktor (8,7mal gegen etwa 1,5mal) durch starke Wasseraufnahme in das Cytoplasma („Verdünnung", BLANK und FREY-WYSSLING 1941) zu erklären sein. Vgl. Anm. S. 469.

Tabelle 3. *Pellia epiphylla* LINDB., *N-Haushalt während der intensiven Streckung.* Mittelwerte für eines von 40—70 Individuen. Material für Nr. 1—9 stand 6—8 Wochen vor Versuchsbeginn im Dunkeln bei 1—3° C, ab 23. 3., 20^h in schwachem Tageslicht bei 22° C. Material für Nr. 11 und 12 kam am 1. 4., 13^h aus dem Freien ebenfalls in schwaches Tageslicht und 22° C.

Nr.	Datum	Länge Mittel mm	Länge Extreme mm	Frischgewicht mg	Eiweiß-N γ	Löslicher N γ	Total-N γ
5a	24. 3., 23^h	6,28	4—8	2,72	2,20	1,96	4,16
b	25. 3., 23^h	16,9	12—21	7,70	2,89	1,38	4,27
		+169%		+183%	+31%		+2%
1a	24. 3., 23^h	6,48	4—8	2,04	1,62	2,84	4,46
b	25. 3., 23^h	16,3	9—23	4,95	1,96	2,56	4,52
		+152%		+143%	+21%		+1%
„2. Tag", Mittel		+160,5%		+163%	+12,1% TN_a	−10,1% TN_a	+2% TN_a[1]
3a	25. 3., 20^h	10,94	8—16	3,92	2,22	3,44	5,66
b	26. 3., 20^h	23,81	17—31	6,74	1,88	2,94	4,82
		+117%		+72%	−15%		−15%
2a	25. 3., 21^h	12,10	9—17	4,21	2,20	2,70	4,90
b	26. 3., 21^h	21,3	17—28	5,90	1,76	3,12	4,88
		+76%		+40%	−20%		−0,4%
„3. Tag", Mittel		+95,6%		+56%	−7,5% TN_a	(−0,1%) TN_a	(−7,6%) TN_a
6a	26. 3., 22^h	26,35	20—35	10,81	2,84	—	—
b	27. 3., 22^h	38,4	32—49	11,44	2,44	3,98	6,42
		+46%		+6%	−14%		
8a	26. 3., 23^h	31,86	20—40	11,36	—	—	—
b	27. 3., 23^h	41,02	36—52	11,94	1,94	3,74	5,68
		+29%		+5%			
„4. Tag", Mittel		+37,5%		+5,5%	—	—	—
9a	27. 3., 22^h	36,20	33—45	11,30	2,85	4,99	7,84
b	28. 3., 22^h	42,6	39—48	12,96	1,40	4,31	5,71
		+18%		+15%	−51%		−27%
7a	27. 3., 21^h	35,88	30—44	11,26	2,72	3,74	6,46
b	28. 3., 21^h	40,5	37—46	12,84	1,91	5,10	7,01
		+13%		+14%	−30%		+8,5% (?!)
„5. Tag", Mittel		+15,5%		+14,5%	−15,5% TN_a	+6,2% TN_a	−9,3% TN_a
11a	1. 4., 16^{30}	3,70	2,0—4,5	1,11	1,48	2,94	4,42
b	2. 4., 17^h	8,06	5,5—14	2,41	1,76	2,89	4,65
„1. Tag"		+118%		+116%	+19%	−1,6%	+6%
12a	2. 4., 19^h	9,94	5—15	2,66	1,57	1,65	3,22
b	3. 4., 20^h	27,2	13—35	6,87	1,27	1,43	2,70
„2. Tag"		+174%		+158%	−19%	−12%	−15%

[1] „TN_a" bezeichnet die (mittleren) prozentualen Veränderungen innerhalb des (zu Anfang des jeweiligen Intervalls vorhandenen) Total-N.

Wenn man aber *Pellia* erst Anfang April aus dem Freien holt, ihre Sporophyten vorsichtig isoliert und auf Aqua dest. schwimmend bei

22° C und Tageslicht wachsen läßt, so strecken sich die Seten bedeutend rascher als unter erstgenannten Bedingungen und vermindern ihren Eiweißgehalt bereits mindestens vom Beginn des zweiten Tages an (ab einer mittleren Länge von 8,8 mm): s. Tabelle 3, Nr. 11 u. 12. Mag dies mehr Folge des Alters bzw. eines gewissen Reifungsprozesses bei den etwas höheren Freiland-Temperaturen oder mehr durch das Isolieren, die besonders gute Wasserversorgung, größeren Lichtgenuß usw. bedingt sein, uns ist im Hinblick auf noch allgemein zu erörternde Fragen wichtig, daß sich die zeitlichen Beziehungen zwischen EN- und Wachstumskurve bei *Pellia* abwandeln lassen, und zwar dahin, daß schließlich unter veränderten Bedingungen die entgegengesetzt gerichteten Prozesse, Wachstum und EN-Verminderung, beschleunigt werden.

Solche anfangs steigende und später fallende EN-Kurven, wie wir sie soeben für *Pellia* erschlossen haben, konnten nun aber auch für die meisten gründlicher studierten wachsenden Organe — wenigstens unter bestimmten Bedingungen — gefunden werden. Bald sind Steigen und Fallen während der Wachstumsphase steiler (z. B. bei *Dahlia*, Abb. 10a, und *Cosmos*, Abb. 9a u. b), bald flacher (z. B. bei *Dahlia*, Abb. 10b; *Tulipa*, Abb. 7a u. b und — als Fortsetzung von 7b — Abb. 8a—c; *Anemone*, Tabelle 4, 1955) und bisweilen nur sehr flach ausgeprägt (unter besonderen Bedingungen bei *Hosta*, Abb. 14b u. c).

Während ich im Juli/August 1954 auch für die Petalen des im Warmwasserbecken des Bot. Gartens stehenden *Hydrocleis* an 7 Versuchstagen (d. h. an allen mit geeigneten HP durchgeführten Versuchsreihen) innerhalb der ersten beiden für die Anthese in Frage kommenden Morgenstunden von etwa 8—10 h eine EN-Vermehrung um 10—20% fand, worauf eine allmähliche Abnahme folgte, die sich noch mit dem StrW überschnitt, konnte ich 1955 zur selben Jahreszeit diesen Kurvenverlauf durchaus nicht mehr beobachten. Ich fand vielmehr an 5 Versuchstagen innerhalb einer Beobachtungszeit von 5—9,5 h bei gleichzeitiger Flächenvergrößerung um +48—92% stets ebendie „Konstanz" des EN-Gehaltes, welche SCHUMACHER schon 1932 aus seinen Beobachtungen erschlossen hatte. Hier sei nur die Abb. 3 vorgelegt: Die EN-Kurve für ganze Petalenhälften verläuft innerhalb der Meßgenauigkeit während etwas über 7 h, davon etwa 4,5 h nach Öffnung der Blüten, genau horizontal (größter Unterschied pro Intervall und je 6 ganze Hälften = 1,1% bei einem einzeln gemessenen EN-Gehalt der 6 unteren bzw. 6 oberen „Hälften" von 185—267 γ). In dieser Zeit erfolgte kontinuierlich der allergrößte Teil der intensiven Streckung (+80%).

Dieses verschiedene Verhalten mag darauf zurückzuführen sein, daß wir unsere im Botanischen Garten frei (Warmbecken) überwinterten Kulturen im Winter 55/56 verloren hatten und erst im Juni 55 durch von auswärts bezogene Stecklinge erneuern konnten. Es mochten außer dem Alter der Pflanzen auch Sorte und Boden verändert gewesen sein. Da in beiden Jahren jeweils bei verschiedenen Temperatur-

und Lichtverhältnissen gearbeitet wurde, dürften die gefundenen Unterschiede nicht vom Wetter herrühren; wenngleich hiermit nicht gesagt sein soll, daß die Witterung auf den Eiweiß-Haushalt von *Hydrocleis* überhaupt nicht lenkend einwirkt. Diese Wirkung ist aber entweder so schwer zu durchschauen oder gegenüber dem Probenfehler so schwach, daß ich bisher keine Gesetzmäßigkeit zwischen den beobachteten kleineren Schwankungen einerseits sowie Temperatur und Beleuchtungsstärke andererseits feststellen konnte.

Bei *Hosta*-Filamenten werden wir unter bestimmten experimentellen Bedingungen ebenfalls ein solches längerwährendes Gleichbleiben des einmal erreichten EN-Gehaltes wiederfinden (vgl. S. 495). Eine weitere hier anzuschließende Abwandlung der Kurvengestalt fand ich für den Eiweiß-Haushalt der Blütenzungen von *Cichorium* (s. Abb. 4): Die noch zusammengefalteten Zungen beginnen Mitte August in nicht zu kalten Nächten gegen 2 h morgens mit der intensiven Verlängerung, nachdem sie schon mehrere Stunden mit ihren Spitzen etwa bis zum äußersten Rand des Hüllkelches hinaufreichten. Sie enthalten um diese Zeit bereits etwa ebensoviel EN wie im voll entfalteten Zustand gegen Ende des Vormittags. Dazwischen aber sinkt der EN-Gehalt für die kurze Zeit von etwa 2^h etwas ab, um danach $\pm$ wiederhergestellt zu werden.

Ich fand die so während der Morgenstunden kurzfristig auftretenden Minima im September 54, als die Stauden noch täglich reichlich blühten, an allen 4 Beobachtungstagen. Die Beträge der vorübergehenden Abnahme waren — 22, — 14, — 14 und — 16 % der für 20 Individuen etwa um 4^{30} bzw. 5^{30} gefundenen EN-Anfangswerte. Da ich diesem Sachverhalt zunächst mißtraute, führte ich im August 55 fünf neue Beobachtungsreihen mit 40—60 Individuen in jeder HP durch und fand an 3 Tagen abermals, etwa zwischen 6^h und 8^h, eine EN-Verminderung um — 17, — 17 und — 6,5 %. Danach stieg der EN-Gehalt jedesmal wieder etwa auf den Wert vom Anfang der Beobachtungszeit. An einem vierten Tag pendelte die EN-Kurve von Stunde zu Stunde ein wenig um eine Horizontale und am fünften war zwischen dem von 6^h bis 8^h herrschenden und dem um 9^{10} gefundenen EN-Gehalt nur ein sehr geringer Anstieg (+ 3,3 %) zu bemerken. Ich halte mithin die gefundenen EN-Kurven für real.

Die durch den Eiweiß-Abbau freigewordenen N-Körper scheinen abtransportiert zu werden; der TN- und LN-Gehalt wurde stets im Rahmen der Meßgenauigkeit (Probennahme alle $^3/_4$ Stunden) gleichzeitig vermindert (über einige Vermutungen zu dieser N-Translokation s. S. 498 ff.). Vielleicht wird man das gelegentliche Ausbleiben dieser Episode im August 55 damit in Zusammenhang bringen dürfen, daß die Pflanzen damals am Ende ihrer Blühperiode standen und von Tag zu Tag schwächer blühten.

Wie Abb. 4 zeigt, erfolgte das intensive StrW der Blütenzungen im selben Zeitraum wie die — an diesem Tag allerdings nur geringe — EN-

Verminderung; die FL-Vergrößerung bei einem Längenzuwachs von +131% mochte gelegentlichen Breitenmessungen zufolge etwa 270% betragen. Ganz ähnlich verhielten sich u. a. die Cichorien des in Abb. 15a dargestellten Versuches von August 54.

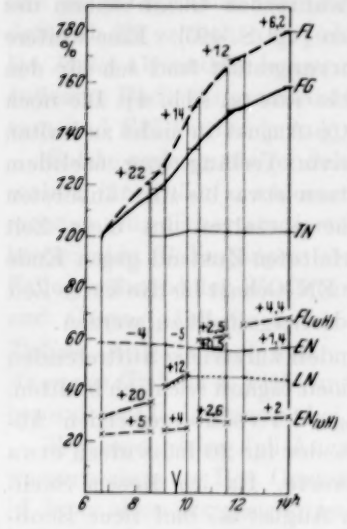

Abb. 3

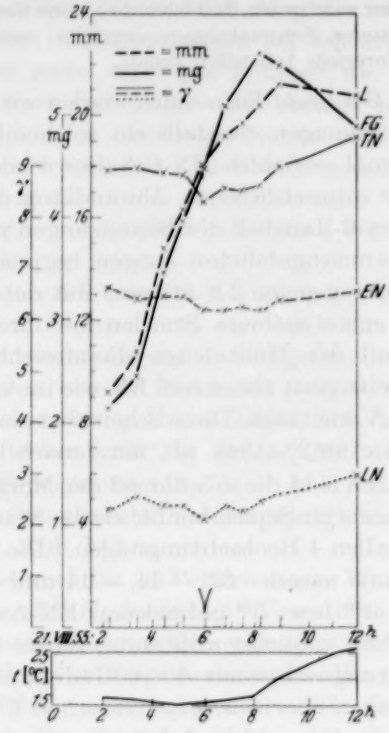

Abb. 4

Abb. 3. *Hydrocleis nymphacoides* BUCHENAU; *Streckungswachstum und N-Haushalt der Petalen von einem nahezu öffnungsreifen Knospenstadium an.* Fläche (FL), Frischgewicht (FG) sowie löslicher (LN), Eiweiß-N (EN) und Total-N (TN) der ganzen Petalenhälften in Prozent des Anfangswertes (7^{30} h). Durchgezogene Ordinaten in den Abszissen der Probennahme. $FL_{(uH)}$ = Flächenanteil der unteren „Hälften", $EN_{(uH)}$ = Eiweiß-N-Anteil der unteren „Hälften". Die Ziffern an den Kurven bedeuten Prozent-Veränderungen von FL und EN innerhalb der unteren bzw. oberen „Hälften". 15. 8. 55, relativ trüber Tag, mittlere Temperatur zwischen 6^{40} und 14^{h} = 22,2° C; Pflanzen im Freiland-Warmwasserbecken des Botanischen Gartens. Öffnung der Blüten gegen 9^{30h} (∨), Beginn der ersten Infiltration der Petalen erst zwischen 17 und 19^{h}

Abb. 4. *Cichorium Intybus* L.; *Streckungswachstum und N-Haushalt der Blütenzungen in den Morgenstunden.* Mittlere *absolute* Längen (L, mm) und Frischgewichte (FG, mg) sowie Mengen an löslichem (LN), Eiweiß- (EN) und Total-N (TN) in γ, für eine von 40 Zungen. 21. 8. 55. Versuchsgelände des Botanischen Gartens. Beginn der intensiven Streckung und Verlängerung über den Rand des Hüllkelches hinaus etwa um 2^{h}, Öffnung der Gesamtblume um 6^{h} (∨), Streckung der Griffel und Spreizen der Narben etwa um 9^{h}; um 12^{h} bereits einzelne völlig entbläute Zungen in der Probe

Die *Cichorienblüten* zeigen noch eine weitere Besonderheit und warnen uns dadurch mindestens vor Verallgemeinerung der Auffassung, daß der EN-Abbau stets eine, wenn auch nicht die erste, Ursache des Welkens und „Zusammenbruches" der Blüte sei (SCHUMACHER 1932, 1953).

Zunächst zeigen die Kurven für FG und FL der Abb. 4 in charakteristischer Weise eine bei meinen Untersuchungen auffallend häufig beobachtete Tatsache: Das Welken beginnt mit Wasserverlust, wie ich die starke FG-Abnahme wohl interpretieren darf, und es erfolgt erst danach ein meßbares Schrumpfen der Fläche oder Länge (Entspannung; vgl. *Tulipa*, Abb. 2b, 8b, 7a; *Hosta*, Abb. 14c; *Dahlia*, Abb. 10b; *Cosmos*, Abb. 9c). Dagegen spricht allenfalls ein vereinzeltes Ergebnis mit *Dahlia*: Abb. 10a; häufige Indifferenz ist durch relativ zu lange Beobachtungsintervalle leicht erklärbar.

Diese beiden ersten Anzeichen des Welkens fand ich 1955 mehrfach bis zu 4 h *vor* dem Eintritt des sichtbaren Eiweiß-Abbaus. Die in Abb. 4 dargestellten, um 12^h abgenommenen Cichorienblüten waren seit 4 h langsam gewelkt und hatten ihre blaue Färbung z. T. bereits vollständig verloren (nach LEPESCHKINS Ansicht von 1929 mußten sie daher teilweise bereits abgestorben sein!), ohne mit dem Eiweiß-Abbau auch nur begonnen zu haben[1]. Diese Beobachtung wird noch im Zusammenhang diskutiert werden (s. D II, S. 510).

b) Basale und apikale Organteile. Es ist nach dem Obigen kaum mehr zu bezweifeln, daß es StrW von ganzen Organen bei gleichzeitiger EN-Verminderung gibt. Da sich *Pellia*-Seten in den untersuchten Stadien bekanntermaßen auf ganzer Länge strecken, dürfte hier feststehen, daß Wachstum und Eiweiß-Abbau in denselben Zellen erfolgen. Doch schien es uns wünschenswert, auch noch für einige Blütenblätter zu sichern, daß sich nicht z. B. das gefundene StrW in basalen Abschnitten bei EN-Vermehrung, eine diese etwa überwiegende Verminderung aber in den apikaleren, nicht mehr wachsenden Partien abspielt.

Zu diesem Zweck wurden in beschriebener Weise untere und obere „Hälften" der Petalen getrennt untersucht. In Abb. 3 habe ich den Anteil der unteren „Hälften" an der FL und dem EN der ganzen Blütenblätter von *Hydrocleis* in den einzelnen HP abgetragen (= kurze Kurvenstücke: „$FL_{(uH)}$" und „$EN_{(uH)}$"). Deutlicher mögen die an die Kurven herangerückten Beträge der Prozentveränderungen innerhalb der unteren und oberen „Hälften" zeigen, daß sich beide Hälften streckten[2]

[1] Eine am Ende der Anthese eintretende EN-Verminderung habe ich zwar bei *Cichorium* bisher nur einmal beobachtet (zwischen 10^{30} und 12^{30}: — 13%). Es besteht aber kein Anlaß daran zu zweifeln, daß bei länger fortgesetzter Beobachtungsdauer jedesmal ein Eiweiß-Abbau beobachtet worden wäre. Nur bleibt gerade bei *Cichorium* zunächst unklar, wieweit es sich dabei um postmortale (autolytische) Prozesse handelt.

[2] Die Petalen von *Hydrocleis* strecken sich während der Anthese in den apikalen Hälften stärker und etwas länger, die Tepalen von *Tulipa* dagegen in den basalen. So fand ich bei einem Blütenblatt von *Hydrocleis*, dessen zweite Hälfte sich gegenüber der ersten innerhalb von 8h um 40% in der FL streckte, an verschiedenen Stellen der unteren Epidermis in der Nähe des Mittelnervs folgende Vergrößerung der (periklinen) Zellflächen: 2—4 mm über der Basis 24%; in der Mitte 40%; 4—2 mm vom Rand 48%.

und zugleich ihren EN-Gehalt auf ± gleicher Höhe erhielten. Anders habe ich das Ergebnis entsprechender Messungen an Tulpenblütenblättern dargestellt. Diese waren besonderer Vorbehandlung ausgesetzt gewesen und bauten in 3 aufeinanderfolgenden eintägigen Beobachtungsintervallen die Eiweiße ihrer ganzen Tepalen (vgl. Abb. 8b) bis auf etwa 70% ab. Sie werden noch in anderem Zusammenhang interessieren. In Abb. 5 habe ich den EN- und FL-Wert zu Anfang jedes Tagesintervalls für die ganzen Tepalen = 100 gesetzt und durch die Lage der Zeitachse entsprechend dem Halbierungsschnitt in die Anteile der unteren und oberen „Hälften" aufgeteilt. Die entsprechenden Werte am Tagesende sind im selben Maßstab abgetragen, um durch das Verhältnis der Anfangs- und Endordinaten für untere und obere „Hälften" ein Bild vom Grad der Verlängerungen in beiden Fällen zu geben. Die an die Kurven herangerückten Ziffern bedeuten wiederum die Prozentveränderungen

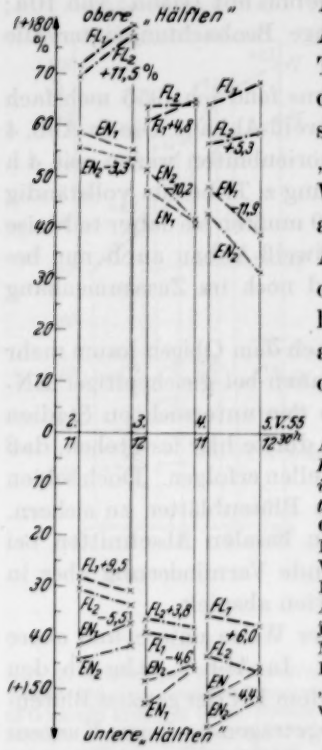

Abb. 5. *Tulipa Gesneriana* L. „Inglescombe Yellow"; *Flächen (FL)-Wachstum und Eiweiß-N (EN)-Verminderung in den unteren und oberen „Hälften" an den ersten 3 Blütetagen.* Vor Beginn des Versuches befanden sich die Objekte als öffnungsreife Knospen 21 d lang bei 7° C im Dunkeln; Stengel mit 2 Laubblättern geschnitten in Wasser, darauf beobachtet bei 24°, tags Dämmerlicht. Die Abszissenachse = Lage des Halbierungsschnittes; Anfangsordinaten für untere und obere „Hälften" in jedem Intervall = 100 gesetzt, Endordinaten auf diesen Maßstab bezogen. Ziffern an den Kurven = Beträge der Prozent-Veränderungen innerhalb der unteren und oberen „Hälften". – – – (1) und —·—·— (2) = Kurvenzeichen, welche die an 2 verschiedenen Blüten „1" und „2" gefundenen Ergebnisse unterscheiden lassen.

innerhalb der basalen und apikalen „Hälften". Letztere besagen übereinstimmend, daß an 3 Tagen in beiden Hälften StrW und EN-Abnahme offenbar gleichzeitig erfolgt sind[1]. Es ist mithin der Beweis erbracht,

[1] Einige Angaben von MÜCKSCHITZ (1951) über das Wachstum von Tulpenblütenblättern während der Anthese kann ich nicht bestätigen. Die Autorin beschreibt eine Gliederung von (vermutlich mindestens öffnungsbereiten) Perigonblättern von *T. Gesn.* (Sorte nicht angegeben) in ein basales ober- und unterseitig vorhandenes (!) „kleinzelliges meristematisches Gewebe", eine „breite Streckungszone" und eine sich daran allmählich anschließende $^3/_4$ der Länge umfassende „Dauerzone". Ich untersuchte verschiedene Sorten cytologisch (*T. Gesn.* „Krelages Triumph", „Her Grace", „Princess Beatrix") und fand, daß basal unterseitig lediglich eine relativ kleinzellige Epidermis, oberseitig aber offenbar ein mehrere Zellschichten umfassendes Drüsengewebe vorliegt. Beide Gewebe zeigen im Laufe der Knospenentwicklung bei weitem nicht die letzten Mitosen innerhalb der Tepalen.

daß diese entgegengesetzten Prozesse auch im selben Organteil gleichzeitig ablaufen können.

II. Lassen sich die Gestalt der EN-Kurve und ihre zeitlichen Beziehungen zum Wachstumsverlauf durch äußere Einflüsse verändern?

a) Verschiedene Freilandversuche. Schon die ersten Beobachtungen an Pflanzen, die im Botanischen Garten standen, legten den Verdacht nahe, daß die herrschenden Temperaturen auf die uns beschäftigenden Vorgänge besonders stark einwirkten. Eine genaue Reproduktion von Versuchsergebnissen war hier praktisch unmöglich und auch nicht zu erwarten, da das Material jedesmal eine andere Vorgeschichte hatte und sich kein zweites Mal streng unter denselben Wetterbedingungen entwickelte.

Tabelle 4 zeigt, daß die Blütenblätter der *Anemone silvestris* im Mai 54 während der ersten $4^2/_3$ Blütetage rascher wuchsen und dabei den EN stärker verringerten als im Mai 55. Die im Jahre 54 durchwegs höher liegende mittlere Temperatur für die Tage bzw. die genannte Beobachtungsdauer könnte wohl eine Erklärungsmöglichkeit für die Beschleunigung beider entgegengesetzten Prozesse bieten.

Tabelle 4. *Anemone silvestris* L., *Zuwachs von Fläche, Frischgewicht und Eiweiß-N-Gehalt der Petalen während der ersten $4^1/_2$ Blütetage in %*

Nr.	Datum (Zeit)	Mittlere Temperatur t_m (° C)	Fläche %	Frischgewicht %	Eiweiß-N %
128	13. 5. *54.*	für die ganze Versuchsdauer	+131	+110	−10
129	18, tw. 20^{30h}	betrug $t_m = 13{,}1$;	+116	+97	−12
130	bis 18. 5., 11^h	Tagesmittel waren für	+100	+70	−14
		14.—17. = 15,1/13,3/13,8/11,3			
	in 4,63 d		+116	+92	−12
1	17. 5. *55.*, 20^h	für die ganze Versuchsdauer	+ 47	+34	+16
2	bis 20. 5., 20^h	betrug $t_m = 8{,}0$; Tagesmittel	+ 45	+31,5	+11,5
		für 18.—20. = 8,9/7,0/7,5			
3	20. 5., 21^h	Tagesmittel für 21. = 6,7	+ 18	+ 9	− 9
4	bis 21. 5., 20^{30}		+ 22	+ 8	− 9,4
	in 4 d		+ 75	+44	+ 3,4
	in 4,63 d (extrapoliert)		+ 87	+51	− 3,4

Dieses Drüsengewebe wurde bereits 1914 von Böhmker entdeckt und seitdem von Loew und Kirchner sowie Daumann als ± rudimentär bestätigt. *T. silvestris* sezernierte heuer (auch) im hiesigen Botanischen Garten, nicht aber verschiedene Sorten von *T. Gesneriana*, wo ich die Nektarien übrigens auch anatomisch wesentlich rudimentärer ausgebildet fand. — Statt „Streckungs"- und „Dauerzone" könnte man vom Aufblühen an allenfalls eine Zone stärkerer und schwächerer Streckung unterscheiden (vgl. die hier mitgeteilten Beobachtungen an getrennten oberen und unteren „Hälften"). Messungen an über den Mittelnerv verteilten Tuschemarken ergaben ferner bei *T. Gesn.* „Yellow Giant" für die unteren $^2/_5$: +60%, für die oberen $^3/_5$ bis zum Saum hin +30 bis +20% Längenzuwachs.

Wie schon der für *Pellia* mitgeteilte Versuch Nr. 12 vermuten ließ, scheint die Kurve des Eiweiß-Haushalts und ihre zeitliche Beziehung zum StrW mithin keineswegs für ein bestimmtes Objekt festzuliegen. Dies zeigen noch deutlicher die Versuche mit der Tulpe „Yellow Giant". Im Mai 54 ließ ich diese Sorte ihre ersten 3 Blütetage bei besonders warmem Wetter (Tagesmittel = 11,2/17,0/19,5/19,3° C) im Freien stehend verbringen; an den 5 folgenden aber standen sie als Schnittblumen täglich 10 h im Tageslicht bei 24° C und 14 h im Dunkeln bei 8° C. In den ersten 3 Tagen stieg die EN-Kurve während eines FL-Zuwachses von +34% höchstens um +10% an, in den folgenden 5 Versuchstagen vergrößerte sich die FL gegenüber dem so erreichten Stand von 134% um weitere +18%, der EN-Gehalt aber sank zugleich um −32% ab (Abb. 6a). Im Mai 1955 hingegen hatten sich diese Tulpen bei kühlerem Wetter (Tagesmittel = 13,1/16,9/13,3/8,4/9,7/13,8/10,4/8,1° C) am selben Standort im Botanischen Garten stehend nach den ersten 7 Blütetagen etwa ebenso gestreckt wie im Vorjahr (+54% gegen +57%), diesmal aber 7 d lang ihr Eiweiß vermehrt (um +36%).

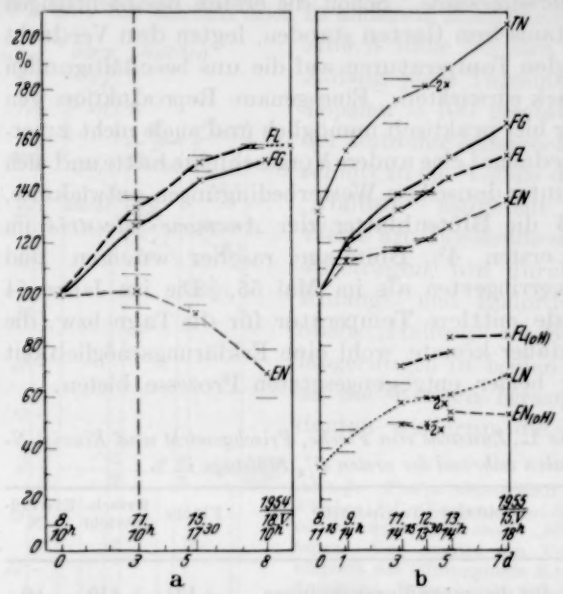

Abb. 6a u. b. *Tulipa Gesneriana* L. „Yellow Giant"; *Streckungswachstum und N-Haushalt der Tepalen vom Beginn der Anthese an.* Fläche (FL), Frischgewicht (FG) sowie löslicher (LN), Eiweiß- (EN) und Total-N (TN) in Prozenten des Anfangswertes. Hier ist zum Vergleich $EN_0 = 100$ gesetzt. a Erste 3 d (1954) im Botanischen Garten an der Zwiebel, weitere 5 Blütetage als Schnittblumen täglich 10 h bei 24° C in Tageslicht und 14 h bei 8° C im Dunkeln. Die im zweiten und dritten Intervall beobachteten Tulpenblüten waren 2 d „jünger" als die vom ersten. b Sieben erste Blütetage (1955) zur gleichen, aber bedeutend kühleren Zeit im Botanischen Garten. Die Ordinaten der kurzen Kurvenstücke entsprechen den Anteilen der oberen „Hälften" an Gesamt-FL und -EN: FL ($_{oH}$) und EN ($_{oH}$).

Beide Studien sind jedoch ungeeignet, um die Frage zu klären, ob Objekte nach gleicher Vorgeschichte zum StrW eine Eiweiß-Vermehrung in dem eingangs dargelegten Sinne durchführen müssen oder nicht. Zudem darf selbstverständlich nur *eine* Bedingung variiert werden, wenn entschieden werden soll, ob diese die Prozesse in der beobachteten Richtung lenkt.

b) Tulpe „Inglescombe Yellow“. Es stand zu diesem Zweck eine große Anzahl von Schnitt-Tulpen der Sorte „Inglescombe Yellow“ zur Verfügung[1], welche alle tadellos einheitlich unmittelbar vor der ersten Öffnung standen. Jede trug zunächst 3 Laubblätter und wurde in Leitungswasser gestellt. Letzteres wurde zu Zeiten, in denen es die Versuchsbedingungen möglichst wenig komplizieren konnte, erneuert. Die zugleich frisch angeschnittenen und dadurch gekürzten Stengel mußten schließlich auch das unterste und folgende Laubblatt verlieren.

Durch einen Vorversuch (54) war ich auf die Möglichkeit aufmerksam geworden, die Tulpenknospen durch längeres Lagern bei niedriger Temperatur (8° C) stark im Wachstum zurückzuhalten und zugleich dahingehend reifen zu lassen, daß sie, anschließend in die Wärme gebracht und sich hier vollends entfaltend, bereiter sind, ihre Eiweiße trotz intensivierten StrW nach kürzerer Zeit oder sogar sofort abzubauen. Um diese Wirkung zu erzielen, brachte ich am 17. 5. 55 zunächst alle Individuen wenige Stunden nach dem Abschneiden für 4 d in einen dunklen Kühlschrank mit 6—8° C. Am 21. 5., 8^h (Zeitpunkt „0“) stellte ich einige dieser Tulpen in ein Gewächshaus mit 20—33° C und nur diffusem Sonnenlicht. Dort vermehrten ihre Tepalen den EN noch 3 d lang, wenn auch nur um etwa +9%; die FL aber wuchsen intensiv um +65% (Abb. 7a). Die übrigen Tulpen blieben mindestens weitere 12 d in Kühle und Dunkelheit. Dabei verliefen alle Prozesse, StrW, N-Import und Eiweiß-Vermehrung, wesentlich langsamer (Abb. 7b; beachte die Stauchung der Abscisse auf $^1/_2$!); doch gedieh die EN-Vermehrung wegen der viel längeren Dauer in größerem Ausmaß. Auch wurden die importierten N-Körper in der Kühle anscheinend besser zur Eiweiß-Synthese verwertet, so daß das Verhältnis LN/EN unter diesen Umständen etwa

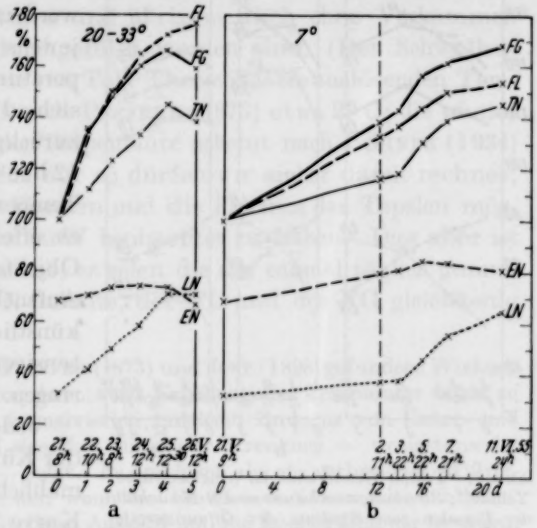

Abb. 7. *Tulipa Gesneriana* L. „Inglescombe Yellow“; *Streckungswachstum und N-Haushalt der Tepalen vom Stadium der Öffnungsreife an.* Fläche (FL), Frischgewicht (FG) sowie löslicher (LN), Eiweiß- (EN) und Total-N (TN) in Prozenten des Anfangswertes, d. h. den nach 4tägigem Aufenthalt als blühreife Knospen bei 7° C (dunkel) gefundenen Werten. *Schnitt-Tulpen unter variierten Temperaturbedingungen:* a Fünf Blütetage bei tags 20—33°, nachts etwa 20° C, in einem Gewächshaus des Botanischen Gartens bei diffusem Sonnenlicht. b 21,5 d bei 7° C im Dunkeln

[1] Dank eines großzügigen Geschenkes des Herrn Berg auf Gut Berg bei Frechen.

erhalten blieb, wohingegen es in der Wärme (Abb. 7a) steil angestiegen war. Vielleicht wäre der Anstieg des weiteren Kurvenverlaufes nicht plötzlich gesteigert worden und hätte die EN-Kurve ihren Gipfel erst später als nach 15,5 (insgesamt 19) d überschritten, wenn der Kühlschrank nicht vom 12. d an öfter zwecks Probennahme geöffnet worden wäre. Dies aber brachte jeweils eine Erhöhung der Temperatur auf maximal 18° C mit sich, die erst allmählich wieder zurückging (nach 1 h: 10°, nach 12 h: 8°, nach 24 h die eingestellte Temperatur = 7° C). Doch kommt es offenbar öfter vor, daß sich Objekte erst nach einem längeren Aufenthalt unter neuen und künstlichen Bedingungen zu intensiverem StrW gleichsam durchringen. Vgl. *Hosta*, Abb. 13b—d.

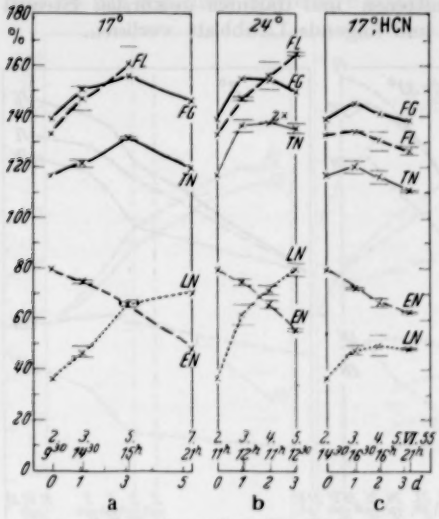

Abb. 8. *Tulipa Gesneriana* L. „Inglescombe Yellow"; *Streckungswachstum und N-Haushalt der Tepalen vom Stadium der Öffnungsreife an.* Fortsetzung der in Abb. 7 dargestellten Versuche: Die Abscissen „0" entsprechen der Abscisse „12 d" in Abb. 7b (dort gestrichelte Vertikale!); der Abscissenmaßstab der Abb. 7b ist gegenüber dem hier benutzten auf die Hälfte verkleinert. Fläche (FL), Frischgewicht (FG) sowie löslicher (LN), Eiweiß- (EN) und Total-N (TN) in Prozenten der zu Beginn der gesamten Versuche gefundenen Werte, also zu Anfang der in Abb. 7a und b dargestellten Experimente. Tulpen als gelockerte Knospen nach insgesamt 16tägigem Aufenthalt aus 7° C in a 17 (± 0,5)° C, b 24 (± 0,5)° C und c 17 (± 0,5)° C unter Glasglocke mit HCN-Dampf gebracht; alle bei sehr schwachem Tageslicht

Jedenfalls gelang es, das in der Kühle erfolgende weitere allmähliche Ansteigen der EN-Kurve jäh abzubrechen, indem die Tulpen erst 12 d später als die vorigen in die Wärme und nur äußerst schwaches Tageslicht gebracht wurden: Abb. 8a—c. Sie bauten dann sofort in den unteren und oberen „Hälften" Eiweiß ab (vgl. Abb. 5), streckten sich aber gleichzeitig schneller und vielleicht auch in etwas größerem Ausmaß, als sie es in der Kühle noch getan hätten. Bei 24° war diese entgegengesetzt gerichtete Beschleunigung noch stärker als bei 17° C.

Ebenfalls nach 12 d unter eine 12 Liter-Glasglocke zusammen mit einem 20 ml m/100 KCN-Lösung enthaltenden Schälchen gestellte Tulpen (17° C) gaben das StrW ± sofort auf, was nach BONNER (1936) zu erwarten war. Ihre Lebensdauer wurde nach der beschriebenen Vorgeschichte durch diese HCN-Gabe nicht verlängert. Das kann daran liegen, daß die Einwirkung zu spät begann. SCHUMACHER, der diese konservierende Wirkung der HCN entdeckte, konnte sie ebenfalls nicht bei allen untersuchten Blüten feststellen (1953). Der Eiweißabbau erscheint gegenüber den Kontrollen (Abb. 8a) schwach gesteigert (— 21% pro 3 d

anstatt — 17,5% pro 3 d), was an eine Papainaktivierung denken läßt (MOTHES 1933 u. a.). Beachtlich erscheint, daß es trotz dieser Vergiftung noch zum N-Verlust der Tepalen kommt, der sogar besonders früh einsetzt. Doch könnte diese Erscheinung unter gegebenen Bedingungen eventuell anders zu erklären sein als durch den sonst angenommenen, wenigstens in der Hauptsache aktiven Export.

Es ist wichtig, daß wenigstens ein Teil dieser Versuche (jedenfalls die in einem Kellerraum mit 17,0 [±0,5]° C angestellten) bei gut konstant gehaltenen Temperaturen und übrigens auch ohne Vorkommen nennenswerter Lichtreize durchgeführt worden sind. (Der Schwellenwert einer bei der Tulpe „Duc van Toll" Thermonastie auslösenden Temperaturveränderung beträgt nach PFEFFER (1873) etwa 2° C; die photonastische Empfindlichkeit der Tulpenblüte scheint nach BÖHNER (1934) relativ gering zu sein). Denn nur so dürfen wir sicher damit rechnen, ein über die Zeit sowie die Flanken und die Flächen der Tepalen möglichst gleichmäßig verteiltes StrW beobachtet zu haben. Dies aber ist Voraussetzung für die Annahme, es seien die nur einmal täglich gemessenen Veränderungen der N-Gehalte, der FL und des FG gleichzeitig erfolgt.

Mithin dürfte folgende von PFEFFER (1873) und JOST (1898) gefundene Wirkung vermieden worden sein: Senkung bzw. auch Erhöhung der Temperatur führt zu einem relativ kurz dauernden intensivierten mittleren Zuwachs von Unter- und Oberseite der Tepalen, worauf eine Zeit minimaler Streckung — wenigstens der betrachteten „Gelenkregion" — folgt. Es erscheint als ein verbreitetes Mißverständnis, die Tepalen wüchsen nur, wenn die Blüten sich öffnen oder schließen. Mit Recht kehrte BÖHNER (1934) diese Aussage um: Sie können sich nur bewegen, solange sie wachsen. Er hob hervor, daß ein StrW durchaus auch bei konstanter Temperatur möglich ist. Dieses dürfte in unseren Versuchen in Ermangelung beschleunigend wirkender Temperaturreize mit einer von der Temperatur, der Vorgeschichte und dem Alter der Blüten abhängigen, gleichmäßigen Geschwindigkeit im Sinne der gefundenen Kurven abgelaufen sein.

Ich möchte hier noch einen besonderen Versuch anführen, der ebenfalls in die Richtung weist, daß bei dem Zustandekommen der Bewegungen des Tulpen-Perigons nur die räumliche und zeitliche Verteilung, nicht aber Gesamt-Ausmaß und -Dauer des Wachstums der Tepalen verändert werden: Ich brachte öffnungsbereite Schnitt-Tulpen „Yellow Giant" zum ersten Aufblühen in die Wärme und hielt sie 7 d lang 10 h in diffusem Tageslicht bei 24,0 (±0,5)° C und 14 h im Dunkeln bei 8,0 (±0,5)° C. Die Tepalen erschöpften ihr Längenwachstum in dieser Zeit (7 d) vollkommen und streckten sich an den einzelnen Tagen sowie pro Tag gleich stark, ob sie nun täglich einmal 10 h oder zweimal 5 h Wärme (und dann 5 h Kälte als Zwischenzeit) genossen. 2 Parallelversuche. Dabei erfolgte das Öffnen und Schließen im zweiten Fall doppelt so oft und jedesmal ebensoweit wie im ersten.

Dieser Versuch dürfte einen Beitrag zum Verständnis der viel untersuchten Wachstumsbewegungen des Perigons von *Tulipa* dahingehend bedeuten, daß diese Bewegungen Folge einer räumlichen und zeitlichen Modulation ebendes Wachstums sind, welches ohne äußere Reize gleichmäßig abläuft. Meine Beobachtung kann natürlich nicht etwa dazu berechtigen, den Schluß PEDERSENS (1874) zu verallgemeinern, daß der Temperaturwechsel als solcher *keinen* Einfluß auf das Ausmaß des StrW habe, wenngleich es auch hier hinsichtlich der täglichen Gesamtstreckung so zu sein scheint.

c) Cosmos und Dahlia. Noch stärkere Abwandlungen des gesamten N-Haushalts sowie des Wachstumsverlaufs konnte ich erfassen, indem ich die Blütenzungen schon im Mai in gute Gartenerde eingestopfter, Ende August in Klimakammern gebrachter *Cosmos*- und *Dahlien*pflanzen bei 3 verschiedenen konstanten Dauertemperaturen und regelmäßigem Tag[1]/Nachtwechsel (12/12 h) sowie 70% R.F. beobachtete.

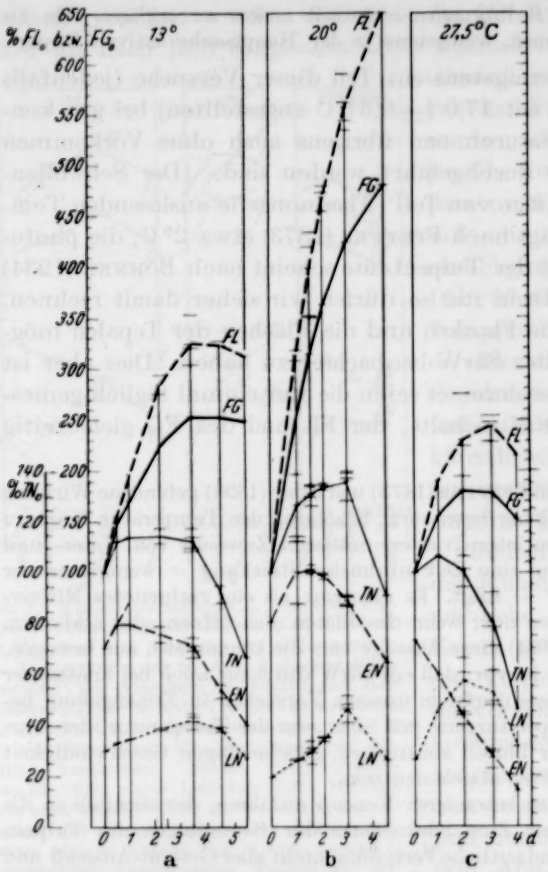

Abb. 9. *Cosmos bipinnatus* Cav., rosa blühende Sorte I: *Streckungswachstum und N-Haushalt der Blütenzungen vom Beginn der Anthese an* (s. Tabelle 1). Fläche (FL), Frischgewicht (FG) sowie löslicher (LN), Eiweiß- (EN) und Total-N (TN) in Prozenten des Anfangswertes. Topfpflanzen in Klimakammern bei 70% R. F. und 13° (a), 20° (b) bzw. 27,5° C (c). Ordinaten-Maßstab der FL- und FG-Kurven auf $^2/_3$ des für die N-Kurven benutzten gestaucht

Da bloß 2 Klimakammern verfügbar waren, konnten nur die Versuche bei 13° und 20° C mit Material gleicher Vorgeschichte und nach einer Gewöhnungszeit von etwa 9 d gleichzeitig durchgeführt werden. Danach kamen die besten Pflanzen aus beiden Kammern in eine, die auf 27,5° C geheizt wurde. Glücklicherweise ergaben sich auch hier ohne Gewöhnungszeit und bei mithin ungleicher Vorgeschichte lauter recht gut zusammenstimmende Einzelergebnisse.

Bei 13° und 20° C vermehrte *Cosmos* den anfänglich vorhandenen EN während der ersten 1—1,5 Blütetage noch um etwa 20 bis 25% (Abb. 9a u. b). *Dahlia* tat dies nur bei 13° C, und zwar in dem beträchtlichen Ausmaß von +66% (Abb. 10a). Bei den höheren Temperaturstufen verminderten beide Objekte die Eiweiße der Blütenzungen trotz weitergehender Streckung bereits mindestens vom Beobachtungsbeginn an. Auch die

[1] Die Beleuchtungseinrichtung enthielt Osram-Leuchtstoffröhren HNI:HNT im Verhältnis 2:1; die Beleuchtungsstärke betrug für der Lichtquelle zugewandte Flächen je nach Abstand etwa 4000—10000 Lux.

Kurven für FL und FG wurden von den herrschenden Temperaturen offensichtlich und in noch zu beschreibender Weise geprägt.

So sei hier zunächst auf zwei gemeinsame Züge beider Objekte hingewiesen:

1. Die optimalen Dauertemperaturen des StrW, der EN-Vermehrung sowie des N-Imports scheinen nahe beieinander zu liegen, für *Cosmos* näher bei 20°, für *Dahlia* näher bei 13° C.

2. Der Gehalt an TN bleibt bei diesen Temperaturen wesentlich länger ± konstant als bei der nächsthöheren Temperaturstufe, bei welcher der intensive Export der durch den Eiweißabbau anfallenden N-Körper vielleicht schon 1 d nach Einsetzen der EN-Verminderung, jedenfalls aber lange vor Beendigung des StrW beginnt.

Mithin liegen die für den Export günstigsten Dauertemperaturen jeweils etwas höher als die unter 1. genannten. Zumal oberhalb dieser optimaleren Temperaturen (*Dahlia:* 27,5°), aber auch weit darunter (*Cosmos:* 13°) erwies sich der Exportvorgang ebenfalls als träger. So blieb der TN-Gehalt in beiden Fällen für längere Zeit etwa gleich; der N-Export begann erst 2 bis mehr d nach der EN-Verminderung und wiederum erst nach Beendigung des StrW.

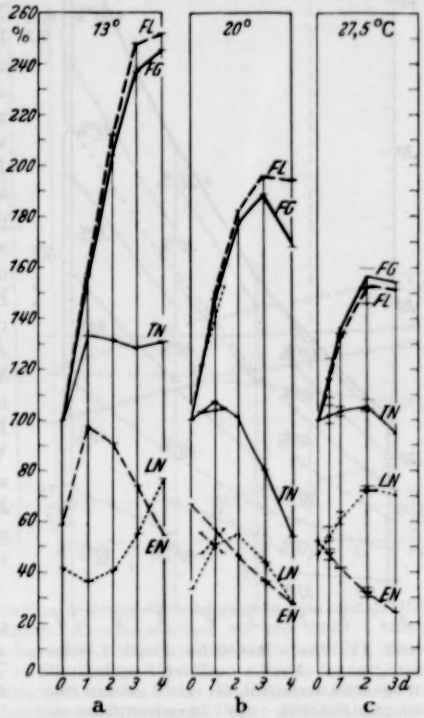

Abb. 10. *Dahlia variabilis* Desf. „Morgenlicht"; *Streckungswachstum und N-Haushalt der Blütenzungen vom Beginn der Anthese an.* (s. Tabelle 1). Fläche (FL), Frischgewicht (FG) sowie löslicher (LN), Eiweiß- (EN) und Total-N (TN) in Prozenten des Anfangswertes. Topfpflanzen in Klimakammern bei 70 % R. F. und 13° (a), 20° (b) bzw. 27,5° C (c)

d) Hosta. Besonderen Anreiz zu experimenteller Einflußnahme boten die *Hosta*filamente; hier konnte die Frage nach der Notwendigkeit einer Eiweiß-Vermehrung für das StrW kritisch werden. Denn die Filamente von *Hosta lancifolia* und ebenso von *Hosta coerulea* vermehrten ihren EN-Gehalt bis zum Ende ihrer Streckung, welche erst kurz nach dem Aufblühen der Knospen zum Abschluß kam, wenn sie sich an der im Garten stehenden Pflanze entwickelten (Abb. 12a u. 13a). Wenige Stunden später sank der EN-Gehalt bereits wieder ab.

Die vorgenommene Altersdatierung nach einer anfänglichen Knospenlänge ist nicht ganz ideal geeignet, um die weiterhin bis zum Erblühen benötigte Zeit für alle HP gleichzusetzen. Doch dürften wir gelegentliche „Verfrühungen" der Öffnung einzelner Knospen gewiß in den Diagrammen durch Punktlinien etwas später datieren, wenn wir diese Deutung durch kleine Pfeile, welche auf die Abscisse der Meßzeit zurückweisen, anzeigen.

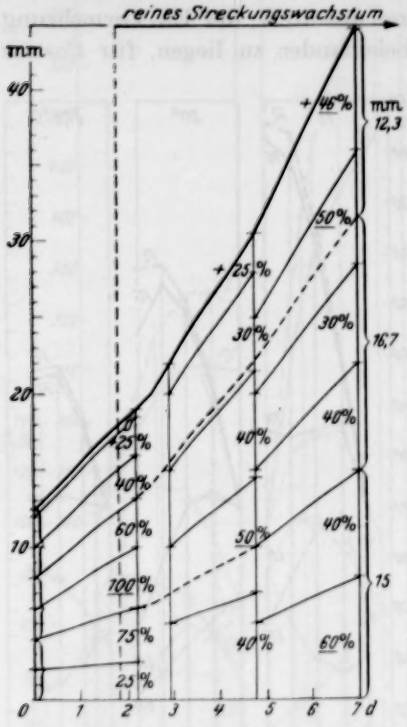

Abb. 11. *Hosta lancifolia* Tratt. f. albomarginata hort.; *zeitlich-longitudinale Wachstumsverteilung bei verschiedenen Entwicklungsstadien der Staminalfilamente.* Filamente verschiedener Länge wurden in gleichen Abständen mit Tuschemarken versehen und deren Abstände nach den der Abbildung zu entnehmenden Zeiten (Abscisse, d) erneut gemessen. Die entsprechenden Längen wurden auf der Gesamtlänge (Ordinate, mm) eingetragen. Der %-Zuwachs der einzelnen Längenabschnitte ist durch entsprechende Ziffern gekennzeichnet

Das Objekt bot seine Vorteile: Die Möglichkeit, eine größere Anzahl gleichlanger Knospen und damit von HP auszuwählen, erlaubte es, hier die gefundenen Absolutwerte zur Kurvendarstellung abzutragen. Von etwa 18 mm Länge an dürfen wir mit reinem StrW rechnen (s. Tabelle 1). Dieses erstreckt sich der Abb. 11 gemäß während aller beobachteten Stadien über die ganze Länge der Filamente, wenn auch sein Maximum anfangs etwas unterhalb der Mitte liegt und später an beide Enden rückt, so daß sich alle Teile mit der Zeit annähernd gleichmäßig ausstrecken dürften. Auch kommt es bis zum Abschluß des Wachstums (etwa 50 mm Länge) nicht zu inneren Gewebszerreißungen wie bei den Roggenfilamenten. Dadurch würden die Vorgänge natürlich unerwünscht kompliziert. Dies hat u. a. SCHOCH-BODMER und HUBER (1945) zu erheblichen Bedenken gegen die gegebene Deutung der Ergebnisse FREY-WYSSLINGS veranlaßt.

Die ersten Versuche der experimentellen Einflußnahme wurden mit *H. lancifolia* gemacht. Ich stellte zahlreiche abgeschnittene Infloreszenzschäfte in Wasser, kennzeichnete gleichlange Knospen (22—24 mm) und brachte die Objekte in einen dunklen Kühlschrank mit 7,5° C. Das dort erfolgende StrW war beträchtlich verlangsamt und der EN-Gehalt sank anscheinend gleichzeitig allmählich ab (s. Abb. 12b). Länger als 7 d ließ sich dieser Versuch nicht ausdehnen, weil die Knospen abfielen; aus gleichem Grund bewährte sich diese Kulturmethode bei 24° C überhaupt nicht.

Darum setzte ich mehrere neue Versuchsreihen mit abgeschnittenen und in mit etwas Wasser versehene zylindrische Gläschen eingestellten Knospen an. Diese wurden in schmale und unmittelbar benachbarte

Längenklassen geordnet, wie es die Legende zu Abb. 13/14 angibt. Es wurden etwa gleichlange an der Pflanze (D) bzw. abgeschnittene, in Wasser stehende (A) Knospen unter denselben Freilandbedingungen gehalten, ferner im Dunkeln solche aus Klasse B und C bei konstant 24°

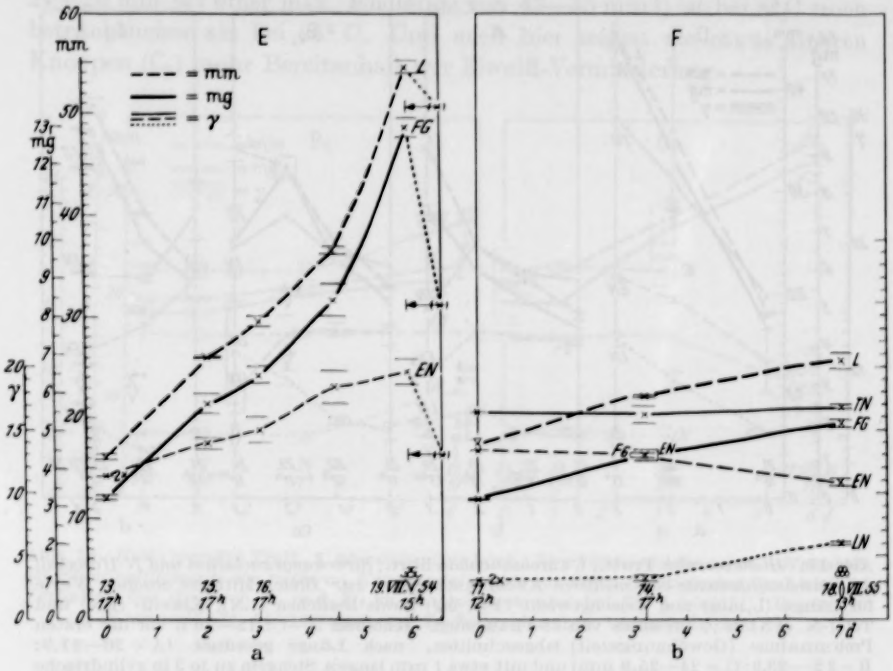

Abb. 12. *Hosta lancifolia* Tratt., f. albomarginata hort.; *Streckungswachstum und N-Haushalt der Staminalfilamente von einem mittleren Knospenstadium bis zur Blüte.* Mittlere *absolute* Werte für Länge (L, mm) und Frischgewicht (FG, mg) sowie löslichen (LN), Eiweiß- (EN) und Total-N (TN) in γ, für eines von 18 Filamenten. E: Filamente aus an der Pflanze befindlichen Knospen (22—25 mm); Botanischer Garten 1954. F: Knospen (22—24 mm) an den abgeschnittenen, in Wasser stehenden Inflorescenzschäften; Dunkelthermostat, 7,5° C, 1955.

Antheren und Knospen geschlossen; Antheren und Knospen geöffnet } Dies trifft auch für jene Abscissen zu, für welche nichts anderes angegeben ist

(B_2, C_2) bzw. 7,5° (B_1, C_1). Vor Beobachtungsbeginn wurde eine Gewöhnungszeit von 12—20 h gegeben, was sich nach den ungewöhnlich in die Höhe geschossenen EN-Anfangswerten für Gruppe C_2 durchaus bewährt zu haben scheint.

Vergleichen wir das Verhalten der Gruppen A und B_2 mit dem der an der Pflanze gebliebenen Knospen (D), so finden wir nun, daß die EN-Vermehrung trotz eines beträchtlichen N-Importes fast unterbunden war, das StrW aber in erfreulichem Ausmaß trotzdem stattfand

(Abb. 13a—c). Ein Teil desselben scheint sogar am dritten Tag während gleichzeitiger EN-Abnahme erfolgt zu sein, doch ist die Gleichzeitigkeit dieser Veränderungen nicht gesichert. Dies wird aber mit Bestimmtheit für die etwas größeren Knospen der Gruppe C_2 festgestellt (Abb. 13d).

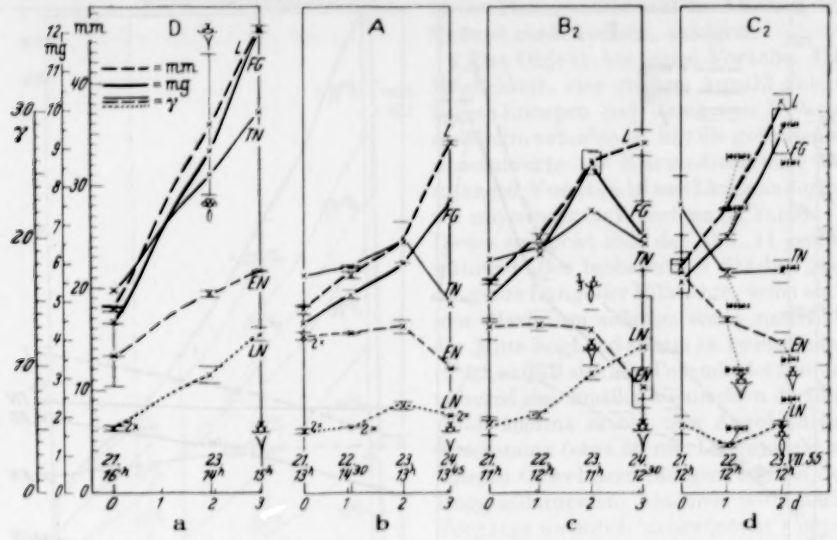

Abb. 13. *Hosta coerulea* Tratt., f. aureomaculata hort.; *Streckungswachstum und N-Haushalt der Staminalfilamente von mittleren Knospenstadien bis zur Blüte.* Mittlere *absolute* Werte für Länge (L, mm) und Frischgewicht (FG, mg) sowie löslichen (LN), Eiweiß- (EN) und Total-N (TN) in γ, für eines von 18 Filamenten. Knospen A—C: 12—20 h vor der ersten Probennahme (Gewöhnungszeit) abgeschnitten, nach Länge geordnet (A = 20—21,9; B = 22—23,9; C = 24—25,9 mm) und mit etwa 1 mm langen Stengeln zu je 3 in zylindrische Gläschen mit Wasser gestellt. Knospen D: An der Pflanze im Botanischen Garten, Anfangslänge = 23,0 (22—24) mm; Knospen A: Neben der Pflanze im Botanischen Garten, Anfangslänge = 22,5 (22—23) mm; Mitteltemperaturen für die 3 Beobachtungsintervalle etwa 20°/17,5°/17,5° C. Knospen B_1 und C_2: Im Dunkelthermostaten bei 24,0 (± 1,0)° C

Antheren und Knospen geschlossen; } Dies trifft auch für jene Abscissen zu, } für welche nichts anderes angegeben ist.

Antheren und Blüten geöffnet.

2 von 3 Knospen mit geöffneten Antheren.

Kennzeichnung von Einzelwerten, deren Zusammengehörigkeit nicht ohne weiteres ersichtlich ist

Sie haben offenbar schon zu Beginn unserer Beobachtungen den Reifegrad erreicht, bei dem sie ihr ganzes StrW — und dieses bleibt mit seiner Geschwindigkeit von + 73% pro 2 d nur wenig hinter dem der an der Pflanze gebliebenen Filamente von etwa + 100% pro erste 2 d zurück! — bei Verminderung des EN-Gehaltes um mindestens — 31,5% anstatt einer Vermehrung um etwa + 46% durchführen.

Ähnliches läßt sich für die Versuche bei 7,5° C feststellen (Abb. 14): Die Filamente der Gruppe B_1 wachsen sehr langsam, während der EN-

Gehalt gleichbleibt. Die Filamente der Gruppe C_1 strecken sich weit intensiver, wobei der EN schließlich wiederum abnimmt. Dieser Unterschied in Geschwindigkeit und Ausmaß des StrW in Knospen der Gruppe B und den nur wenig größeren der Gruppe C (22—24 bzw. 24—26 mm bei einer max. Endlänge von 43—45 mm!) ist bei 8° C noch beträchtlicher als bei 24° C. Und auch hier zeigen die etwas älteren Knospen (C_1) mehr Bereitschaft zur Eiweiß-Verminderung.

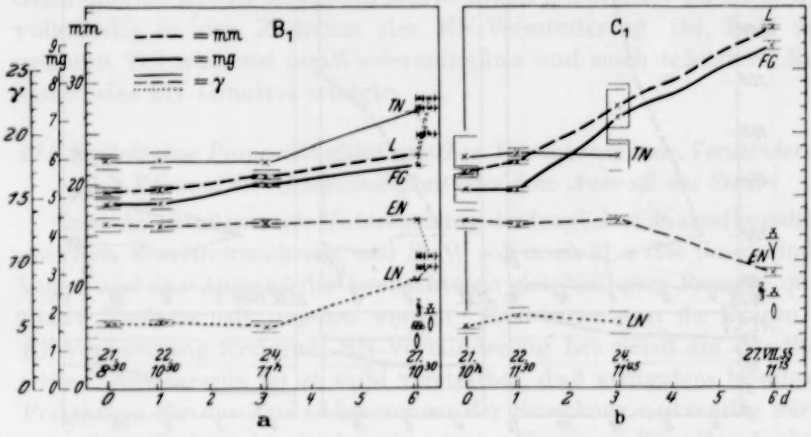

Abb. 14. *Hosta coerulea* Tratt., f. aureomaculata hort.; *Streckungswachstum und N-Haushalt der Staminalfilamente von mittleren Knospenstadien bis zur Blüte.* Fortsetzung der Abb. 13: Verhalten der Gruppen B_1 und B_2 im Dunkelthermostat bei 7,5 (± 0,5)° C. Bezüglich Knospenlänge, Abkürzungen und Zeichenerklärung s. Legende zu Abb. 13

Mithin ist es durch experimentellen Eingriff (Abschneiden, Dunkelheit und geeignete Temperaturen) gelungen, auch das letzte der 8 genauer untersuchten Objekte, dasjenige, welches am ehesten auf eine kausale Beziehung zwischen dauernder Eiweiß-Vermehrung und StrW hinzuweisen schien, bei gleichzeitiger Eiweiß-Abnahme wachsen zu sehen.

Verwiesen sei noch einmal auf die hier mitgeteilten entsprechenden Beobachtungen von StrW bei gleichzeitiger EN-Verminderung: *Pellia*, Tabelle 3, S. 481; *Hosta*, bes. Abb. 13d, S. 496; *Tulipa*, bes. Abb. 6a, S. 488, Abb. 8a u. b, S. 490, auch Abb. 7b, S. 489; *Hydrocleis*, 1954, S. 482; *Cichorium*, Abb. 4, S. 484 und Abb. 15, S. 498; *Dahlia*, Abb. 2b, S. 479 und Abb. 10a u. b, S. 493; *Cosmos*, Abb. 9a bis c, S. 492; *Anemone*, Tabelle 4, S. 487. (Bezüglich *Pellia*, *Tulipa* und *Anemone* vgl. auch Schumacher und Matthaei 1955).

Die Beobachtungen an den 3 vorigen Objekten haben ergeben, daß allein durch Variation der äußeren Temperaturbedingungen die Abläufe einzelner Teilprozesse der Entwicklung nach Geschwindigkeit, Ausmaß und teilweise sogar Richtung verschieden verändert werden können, so daß die Einzelvorgänge ihre quantitative und zeitliche Zuordnung von Bedingung zu Bedingung wechseln. Die gefundenen EN-Kurven

mögen den Eindruck erwecken, als seien sie lediglich ein Spiegelbild der Willkür äußerer Einflüsse, welches in weitem Spielbereich ohne ersichtlichen Belang für das Wachstum wandelbar sei. Wie stark aber dennoch innere Kräfte am Zustandekommen der EN-Kurven beteiligt sind, scheinen mir besonders folgende Beobachtungen zu zeigen.

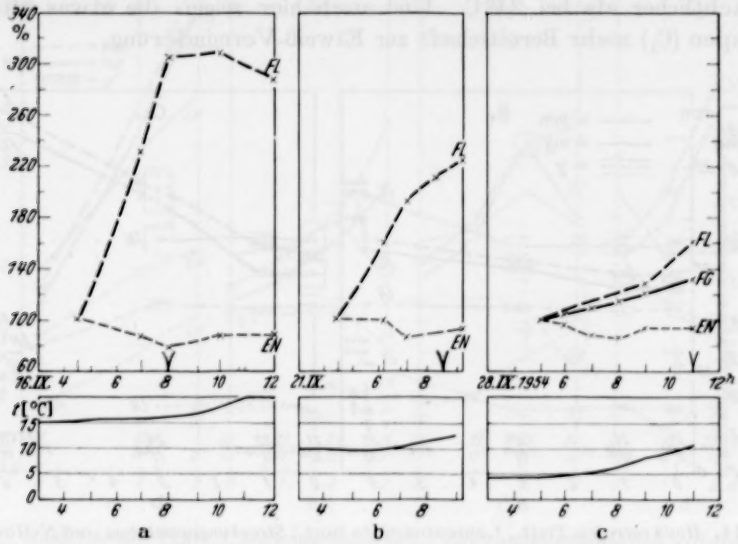

Abb. 15. *Cichorium Intybus* L.; *Streckungswachstum und Eiweiß-N-Gehalt der Blütenzungen in den Morgenstunden.* Fläche (FL), Frischgewicht (FG) und Eiweiß-N (EN) in Prozenten des Anfangswertes um 4^{30} bzw. $5^{30\,h}$. Darunter die Kurven der Lufttemperatur (°C). 16., 21. und 28. 9. 54, Pflanzen im Versuchsgelände des Botanischen Gartens; Beginn der Streckung über den Hüllkelch hinaus etwa 4^{h} morgens; V = Zeitpunkt, zu welchem die Zungen entfaltet sind und durch Abwinkeln an der Basis die Gesamtblume öffnen

e) Cichorium. Die schon wegen ihrer eigentümlichen EN-Kurven besprochenen Cichorien-Blütenspreiten konnten im September 54 an 3 Tagen mit glücklich verschiedenen Nacht- und Morgen-Temperaturen beobachtet werden. Abb. 15 weist wiederum auf eine deutliche Beziehung zwischen der Geschwindigkeit des StrW sowie dem Zeitpunkt des Aufblühens der Pseudanthien einerseits und der herrschenden Temperatur andererseits hin. Die Gestalt und zeitliche Lage der EN-Kurve sind hingegen offenbar mehr endogen bestimmt: Jeden Morgen zwischen 7 und 8 h erreichte der EN-Bestand der Spreiten einen Minimalwert.

Gleichzeitig dürften zufolge in Abb. 4 dargestellter und weiterer unveröffentlichter Ergebnisse N-Körper exportiert worden sein. Diese gelangten vielleicht in andere Organe derselben Blüte (vgl. GESSNER 1948), welche etwa gerade zur Zeit der beobachteten Minima vorübergehend im Verhältnis zum laufenden N-Nachschub besonders viel „N" benötigen mochten. Als „N-Empfänger" mögen aber auch jüngere Blütenknospen in Betracht kommen, weil das Phänomen zu Ende der Blühperiode zu verschwinden schien; ferner wäre an die Wurzel zu denken, da sie den Temperaturschwankungen am wenigsten ausgesetzt ist. Wir können hier zunächst wenigstens

eine äußere Parallele zwischen dem Verhalten dieser äußerst kurzlebigen Blütenorgane und demjenigen von Laubblättern verschiedener annueller Pflanzen ziehen, welche gegen die Blütezeit hin ihre Eiweiße vermindern und danach etwa wiederherstellen, soweit sie (s. MOTHES) dazu nicht inzwischen zu alt sind (SMIRNOW 1928, GOUWENTAK 1929, MOTHES 1931).

Auch im August 55 (Sonnenaufgang etwa 1 h früher) lag das Minimum des EN-Gehaltes, wenn es ausgebildet wurde, stets zwischen 6 und 8^h morgens. So wurde die zeitliche Beziehung zwischen der festliegenderen und der abwandelbareren Kurve soweit gelöst, daß das StrW bald vollständig in den Zeitraum der EN-Verminderung fiel, bald zum größeren Teil während der Wiederaufnahme und anschließenden „Konstanz" des EN-Gehaltes erfolgte.

III. Besteht eine Proportionalität zwischen Vermehrung bzw. Verminderung des EN und der Geschwindigkeit oder dem Ausmaß des StrW?

Zum Abschluß unserer Untersuchung der fraglichen Kausalbeziehung zwischen Eiweißvermehrung und StrW soll noch über die Geschwindigkeiten und das Ausmaß der beobachteten gleichzeitigen Prozesse quantitativ Rechenschaft gegeben werden. Es interessieren die Fragen, ob EN-Vermehrung fördernd, EN-Verminderung hemmend auf das StrW wirke. Andererseits ist es wohl vorstellbar, daß wenigstens bestimmte Fraktionen für das Zustandekommen der Streckung notwendig wären; wenn diese Teile nicht gleichzeitig mit der Masse der Eiweiße abgebaut, sondern vielleicht sogar noch eine Weile vermehrt würden, ohne in der gesamten EN-Bilanz erkennbar zu sein, so dürfte es für die Beurteilung dieser Denkmöglichkeit von Wert sein, wenigstens die Zahlen für das vorkommende Ausmaß der gleichzeitig entgegengesetzt verlaufenden Vorgänge noch einmal zusammengestellt zu sehen.

In Tabelle 5 habe ich für die planmäßig unter verschiedenen Bedingungen beobachteten Objekte die prozentualen FL(Längen)- und EN-Zuwachsraten bei gleichsinnigem und gegensinnigem Verlauf der Prozesse, sowie den Gesamtzuwachs (in %), und hinter Schrägstrich jeweils die Zeiten angegeben, in welchen diese Veränderungen erfolgten.

Auf hohe Genauigkeit, die nach dem eingangs Erwähnten nicht immer gegeben sein mag, kommt es bei den gefundenen großen Unterschieden der Zahlen nicht an. Darum möge auch die etwas vereinfachte Berechnungsweise der Tabellenwerte als Prozent-Veränderungen der Kurvenordinaten hier erlaubt sein!

Beginnen wir damit, Versuchsreihen mit Proben derselben Vorgeschichte zu vergleichen:

1. ist die Geschwindigkeit des StrW durchaus nicht proportional der EN-Vermehrung (vgl. *Hosta*, Gruppe D und A, erste 2 d).

2. kann die Streckung bei gleichzeitiger EN-Abnahme rascher als bei „Konstanz" des EN-Gehaltes erfolgen (vgl. *Hosta*, Gruppe C_1 und C_2, erste 2 d).

Tabelle 5. *Flächen(Längen)zuwachs* (%) *bei gleichzeitiger EN-Zunahme und -Abnahme* (%)

Datum	Objekt und Bedingungen	Streckung mit EN-Zunahme		Streckung mit EN-Abnahme		Gesamte beobachtete Streckung %
		Fläche %	EN %	Fläche %	EN %	
8.—18. 5. 54	*Tulipa Gessn.* „Yellow Giant" (Darwin-Tulpe) Freiland Schnittblumen, 10 h bei 24°, Tag, und 14 h bei 8°, Nacht	+33,5/3 d	+1,5 nach 3 d	+18/4,5 d	−32	+58/7,5 d (beendet)
8.—15. 5. 55	Freiland	+53,5/7 d	+36,2	—	—	+53,5/7 d (nicht ganz beendet)
17. 5. 55, 14h	*Tulipa Gesn.* „Ingles-combe Yellow" (Cottage-Tulpe) das ganze Material geschnitten, in 6—8° C, dunkel					
21. 5. 55, 8h	in Gewächshaus mit 20—33° C	+65/3 d	+9	+7/2 d	−9,5	+77/5 d (beendet)
21. 5. 55, 9h	die übrigen weiterhin bei 7,0 (± 0,5)° C, dunkel	+44/15,5 d	+24	+7/6 d	−4,8	+54/21,5 d (wohl nicht beendet)
2. 6. 55, 9^{30h}	einige davon nach 12 d in 17,0 (±0,5)°C, dunkel	+33/12 d	+17			
	bzw.	—	—	+21/3 d	−18	+61/15 d (nach 17 d beendet)
	in 24,0 (±0,5)°C, dunkel	—	—	+24/3 d	−30	+65/15 d ± beendet)
seit 30. 8. 55	*Cosmos bipinnatus*, rosablühende Sorte I Topfpflanzen bei 12 h Tag/12 h Nacht R. F. = etwa 70%					
Proben am 8.—11. 9. 55	und 13,0 (±0,5)° C	ca. +75/0,75 d	+20	+86/2,75 d	−16	+226/3,5 d (beendet)
Proben am 8.—11. 9. 55	und 20,0 (±0,5)° C	+300/1,5 d	+25	+63/3 d	−36	+550/4,5 d (wohl noch nicht beendet)
Proben am 14.—15. 9. 55	und 27,5 (±0,5)° C (obige Pflanzen)	—	—	+144/3 d	−62	+144/3 d (beendet)
	Dahlia var. „Morgen-licht" Bedingungen wie bei *Cosmos*					
Proben am 9.—12. 9. 55	und 13,0 (±0,5)° C	+57/1 d	+66	+61/3 d	−44	+152/4 d (± beendet)
Proben am 8.—11. 9. 55	und 20,0 (±0,5)° C	—	—	+96/3 d	−46	+96/3 d (beendet)
Proben am 14.—15. 9. 55	und 27,5 (±0,5)° C (obige Pflanzen)	—	—	+56/2 d	−40	+56/2 d (beendet)

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Datum	Objekt	Bedingungen	Streckung mit EN-Zunahme		Streckung mit EN-Abnahme		Gesamte beobachtete Streckung
			Fläche %	EN %	Fläche %	EN %	%
13. bis 19. 7. 54	*Hosta lancifolia* Tratt. *f. albo-marginata* hort. Gruppe E: Knospen anfangs 22—25 mm	Knospen an den im Garten stehenden Pflanzen	+238/6 d	+72	—	—	+238/6 d (beendet)
11. bis 18. 7. 55	Gruppe F: Knospen anfangs 22—24 mm	Knospen an abgeschnittenen Inflorescenzschäften, Dunkelthermostat, 7,5 (±0,5)° C	+32/3 d	±0	+12/4 d	−16,5	+48/7 d (?)
21. bis 24. 7. 55	*Hosta coerulea* Tratt. *f. aureo-maculata* hort. Gruppe D: Knospen anfangs 22—24 mm	Knospen an den im Garten stehenden Pflanzen	+151/3 d	+63	—	—	+151/3 d ± (beendet)
21.—23.			+104/2 d	+48			
21. bis 24. 7. 55	Gruppe A: Knospen anfangs 22—23 mm	Knospen stehen am Standort von D seit 16 h abgeschnitten in Wasser	+37/2 d	+7	+39/1 d	−27	+91/3 d (± beendet)
21. bis 27. 7. 55	*Hosta coerulea* s. oben Gruppe C_1	Dunkelthermostat 7,5 (±0.5)° C	+31/3 d	±0	+28/3 d	−43	+67/6 d (fast beendet)
21.—23.			+17/2 d	±0			
21. bis 23. 7. 55	Gruppe C_2	Dunkelthermostat 24,0 (±1,0)° C	—	—	+73/2 d	−31,5	+73/2 d (± beendet)
20. 7., 20[h]	(= 14 und 16 h vor der ersten Probennahme): Knospen der Gruppen C_1 und C_2 abgeschnitten, als gleich lang ausgesucht (24 bis 26 mm), in Wasser gestellt und in Thermostat mit 7,5 bzw. 24,5° C gebracht						

3. können StrW und EN-Abnahme in der Zeit, also die entgegengesetzt gerichteten Prozesse, durch Temperaturerhöhung beschleunigt werden (vgl. Tulpe „Inglescombe Yellow", 3 d bei 17° und 24° C).

4. geht auch das Ausmaß des StrW meist keineswegs proportional der gleichzeitigen EN-Vermehrung (vgl. Tulpe „Inglescombe Yellow" 15,5 d bei 7° und 3 d bei 20—33° C).

Der unter 1. genannte Fall ist noch besonders hervorzuheben, weil hier einmal nicht variierte Temperaturen bestimmend waren, sondern die Wirkungen des Abschneidens Hemmungen ausgelöst haben; auch diese verhielten sich nicht etwa proportional, sondern betrugen für das StrW 64% ($\approx {}^2/_3$), für die EN-Vermehrung aber 85% ($\approx {}^6/_7$).

Vergleichen wir ferner das Verhalten gleicher Altersstadien verschiedener Vorgeschichte unter variierten Temperaturbedingungen, so finden wir ebenfalls keine proportionale Förderung des StrW durch gleichzeitige EN-Zunahme (vgl. Tulpe „Yellow Giant", 1954 und 1955 und *Cosmos* bei 13° und 20° C). Will man noch den freilich etwas künstlich anmutenden Vergleich zwischen dem weiteren Prozent-Zuwachs nach Beginn der Eiweiß-Verminderung und deren Ausmaß anstellen, um auch so gegebenenfalls eine proportionale Hemmwirkung zu erkennen, so kommt man meist zu dem Ergebnis, daß die Flächen im Gegenteil bei der extensivsten Verminderung des Eiweißgehaltes noch die größte relative Zuwachsrate aufweisen (vgl. *Tulipa* „Inglescomb Yellow", 24°, *Cosmos*, 27,5°; *Dahlia*, 20° C). Ergebnisse mit *Hosta* sind meines Erachtens bereits sinnvoller interpretiert, zeigen aber bei letzterer Betrachtung ebenfalls keine proportionale Hemmung. Für die Klärung dieser letzten Frage nach der Hemmung sind die unter 2. und 3. genannten Vergleiche sowie das im Anschluß an 1. Gesagte wohl geeigneter.

Immerhin wurden einige Objekte nach der stärksten anfänglichen (vgl. bes. *Dahlia*, 13°) oder bei einer bis zum Ende der Streckung dauernden EN-Zunahme am größten (vgl. *Hosta*, E und D). Dies aber dürfte dem Obigen zufolge nicht darauf zurückzuführen sein, daß die Prozesse direkt voneinander abhängen. StrW und Eiweiß-Vermehrung scheinen bei einigen Objekten *(Cosmos, Dahlia)* eben ähnliche Optimaltemperaturen zu haben. Und sollte dies von gemeinsamen Grundvorgängen bzw. -zuständen in der Zelle herrühren, so müßten letztere jedoch außerhalb des Optimalbereiches auf die einzelnen uns beschäftigenden Vorgänge in verschiedenem Grad und Sinne wirken können.

Wegen der übrigens in mancher Hinsicht bemerkenswerten Tatsache, daß bei der Mehrzahl der eingehender untersuchten Objekte *(Pellia*, 2 Tulpensorten, *Cosmos, Dahlia* und *Hosta)* das StrW trotz beträchtlichen Abbaus des Eiweiß-Bestandes um rund 1—2 Drittel fortschreiten kann, darf wohl auch die Denkmöglichkeit der weiteren Vermehrung nur einer einzelnen evtl. für den Ablauf der Streckung bedeutsamen Eiweiß-Fraktion innerhalb dieser sinkenden Gesamt-Eiweiß-Bilanz als unwahrscheinlich betrachtet werden.

Die vorgelegten Untersuchungen des EN- und TN-Haushaltes erlauben es, noch zu 2 weiteren, speziell den Eiweiß-Stoffwechsel betreffenden Fragenkomplexen einen Beitrag zu liefern.

IV. Wird die Eiweiß-N-Vermehrung durch den quantitativen N-Import begrenzt?

Immer wieder bestätigte sich diese Regel: Selbst im Endabschnitt der EN-Vermehrung wandern so beträchtliche Mengen von N-Körpern in die Organe ein, daß auch dann der Gehalt an löslichen N-Verbindungen fast stets noch zunimmt. Wäre dieser quantitative N-Nachschub der begrenzende Faktor für das Zustandekommen einer Eiweiß-Vermehrung, so hätte die Zunahme von EN und TN wenigstens gleichzeitig stoppen

Tabelle 6. *Zeitlicher und quantitativer Vergleich zwischen Eiweißabbau und Beginn des N-Exportes*

Objekt	t (° C)	A Dauer des weiteren N-Importes nach Beginn der EN-Abnahme in d	B Zeit zwischen dem Beginn der EN-Abnahme und dem N-Export in d	C EN-Abbau bis zum Beginn des N-Exportes in %
Tulipa Gesneriana, „Inglescombe Yellow", Tepalen	20—33	1	1	— 0,3
	7	6	6	— 5,6
	17	3	3	— 18
	24	1	2—3	— 18,5
	17 (HCN)	1	1	— 9,8
Cosmos bipinnatus, Blütenzungen	13	0	2	etwa — 11
	20	1,5	1,5	— 12,4
	27,5	1	1	— 18,9
Dahlia variabilis, Blütenzungen	13	0	3 (?)	— 44
	20	1	1	— 15
	27,5	2	2	— 39
Cichorium Intybus, Blütenzungen		0 h	0 h	—

müssen. In mehreren Fällen aber erfolgte nach Einsetzen der EN-Verminderung noch mehrere Tage lang ein N-Import! Dagegen wurde hier *nie* beobachtet, daß der N-Export etwa *vor* dem Absinken des EN-Gehaltes begonnen hätte. (Vgl. Tabelle 6/A.) Dafür, daß diese Behauptung sich auch für untere und obere „Hälften" von Blütenblättern aufrechterhalten läßt, wird im folgenden Abschnitt noch ein Beispiel angeführt werden (vgl. Tabelle 8). Neben dieser Tatsache erregt besonders der folgende Versuch den Verdacht, daß die Pflanze die Eiweiß-Synthese ihrer Organe auch auf anderem Wege als über das quantitative Angebot von Reaktionspartnern zu steuern vermag.

Es ist eine alte Erfahrung, daß blühende Pflanzen es übelnehmen, wenn man sie umpflanzt. In Tabelle 7 sind StrW und N-Haushalt einer blühreif im Freien ausgegrabenen und mit großem Ballen eingetopften Tulpe dargestellt. Unter den Zahlen für die Prozent-Veränderungen sind zum Vergleich die entsprechenden Werte für die mittleren relativen Veränderungen zweier Schnitt-Tulpen in Klammern angeführt. Letztere hatten dieselbe Vorgeschichte und wurden gleichzeitig, anstatt

eingetopft zu werden, unterhalb des untersten Laubblattes abgeschnitten und in Wasser gestellt. Nach 4 d Aufbewahrung im Dunkeln bei 6—8° C wurden alle zum ersten Aufblühen in die Wärme gebracht. Damit begannen die 3 Beobachtungstage mit 10 h Tag bei 20—33° C und 14 h Nacht bei 7° C. Erst am Ende des dritten Tages sahen die Topftulpen etwas abgewelkt aus.

Tabelle 7. *Wachstum und N-Haushalt einer unmittelbar vor dem ersten Erblühen eingetopften Tulpe „Inglescombe Yellow" im Vergleich mit Schnittblumen.* Tag (20—33°) / Nacht (7°) = 10/14 h.

Die Veränderungen im Eiweiß-N, löslichen N und Total-N in Prozenten des zu Beginn des jeweiligen Tagesintervalls vorhandenen TN; darunter in Klammern die entsprechenden im Parallelversuch bei zwei Schnitt-Tulpen gefundenen mittleren Prozent-Veränderungen.

Nr.	Datum	Objekt	Fläche cm^2	Fr.-G. mg	Eiweiß-N γ	Löslicher N γ	Total-N γ
36 und 28/30	15. 5. 55, 14^h	eingetopft bzw. geschnitten, 7° C.					
	21. 5., 11^h	beide für					
36 Ia	21. 5., 11^h	10 h in 20 bis	17,25	582	1174	725	1899
b	22. 5., 11^h	33°, erblühen	19,75	628	1226	995	2221
	„1. Tag"	erstmals	+14,5%	+8%	+2,8%	+14,3%	+17,1%
28/30	„1. Tag"		(+24%)	(+28,5%)	(+8%)	(+10%)	(+18,5%)
36 IIa	22. 5., 11^{30}		18,88	628	1165	876	2041
b	23. 5., 12^{45}		19,11	636	1161	1020	2181
	„2. Tag"		+1,2%	+1,3%	+0%	+7%	+7%
28/30	„2. Tag"		(+17%)	(+17,5%)	(+4,5%)	(+7,8%)	(+12,3%)
36 IIIa	23. 5., 12^{45}		17,94	584	1086	933	2019
b	24. 5., 12^{45}		17,64	554	1071	1093	2164
	„3. Tag"		−1,6%	−5%	−0,7%	+8,1%	+7,3%
28/30	„3. Tag"		(+7,2%)	(+8,5%)	(+3,9%)	(+12,9%)	(+16,8%)

Es scheint nach Tabelle 7, daß die EN-Vermehrung in den Tepalen durch das Abschneiden der Stengel von Zwiebeln samt Wurzeln weniger beeinträchtigt wird als durch ein bloßes vorsichtiges Umpflanzen und damit eine Störung der Wurzeln und vielleicht auch des unteren Sproßabschnittes. Diese Störung wirkt auf die fernen Blütenblätter derart, daß sie die Eiweißsynthese schon am ersten Tag nicht mehr sicher mit Gewinn durchführen und bald auch ihr StrW einstellen, was die Schnitt-Tulpen anscheinend auch am dritten Tag noch nicht tun. (Vgl. auch die gleichzeitig in Dauerwärme gebrachten Schnitt-Tulpen, Abb. 7a.) Diese Wirkung wird jedenfalls nicht über den quantitativen N-Import ausgelöst, da derselbe am ersten Tag unverändert, an den beiden folgenden nur etwa auf die Hälfte verringert ist. Ob dieses Verhalten vielleicht doch durch die Stoffversorgung, z. B. einen qualitativ veränderten N-Import,

eine mangelhafte Zufuhr notwendiger Bau- bzw. Betriebsstoffe, ja vielleicht auch nur von Wasser (Welken? Vgl. MOTHES 1928/33 und das entsprechende in der Diskussion Gesagte) zustande kommt, oder ob womöglich lediglich eine entsprechende Reizleitung mindestens weitgehend zum Stillstand des sonst synthetisierenden Systems führt, blieb unentschieden[1]. Die bisherige experimentelle Grundlage dieser beiläufigen Beobachtung muß verbreitert und besonders auch gesichert werden, daß Tepalen weder umgetopfter noch geschnittener Tulpen unter denselben Bedingungen den EN eher stärker vermehren als Schnittblumen. Letzteres kann bisher nur nach dem Verhalten anderer im Freiland stehender Tulpen (Abb. 2a und 6b) als sehr wahrscheinlich bezeichnet werden. Auch die Versuche mit Filamenten teils an der Pflanze befindlicher, teils abgeschnittener Knospen von *Hosta* (Abb. 13a u. b) sprechen dafür.

V. Besteht eine feste zeitliche oder quantitative Beziehung zwischen der Eiweißverminderung und dem Beginn des beobachteten N-Exportes?

Ein Teil der Antwort auf diese Frage wurde bereits im vorigen Abschnitt gegeben: Öfters werden noch tagelang nach Einsetzen des sichtlichen Eiweiß-Abbaus weitere N-Körper importiert. Fragt man nun weiter nach der Dauer zwischen dem Anfang der EN-Verminderung und dem Beginn des erkennbaren N-Exportes, so ergeben sich teilweise noch längere Zeiten, da der TN-Gehalt vor dem Einsetzen des intensiven N-Exportes bzw. dessen Überwiegen über den eventuellen gleichzeitigen Import noch eine Zeitlang $\pm$ gleich bleiben kann. Tabelle 6/B zeigt für jedes einzelne der vergleichbaren Objekte je nach den variierten Temperaturbedingungen recht verschiedene Zeiten an. Die Spreiten der ephemeren Cichorienblüten reagieren hingegen offenbar besonders schnell. Selbst bei der häufigsten Probennahme, in Abständen von $^3/_4$—1 h, konnte jedenfalls im Bereich der beschriebenen Verminderung und anschließenden Wiedervermehrung kein sicherer zeitlicher Unterschied zwischen EN- und LN-(damit erst recht der TN-)Abnahme festgestellt werden. Auch bei der „Wiederherstellung" des anfänglichen EN-Gehaltes scheint die Synthese von Eiweiß aus den importierten N-Körpern in recht harmonischer Weise zu verlaufen, so daß nicht plötzlich größere überproportionale LN-Mengen anfallen.

Es könnte nun bezweifelt werden, daß dieses für z. B. ein *ganzes* Blütenblatt zutreffende Nacheinander der Anfangszeiten auch für kleinere Flächenelemente desselben zutrifft.

Wir fanden für den in Abb. 7a dargestellten Tulpenversuch bei 20—33° C eine solche Zeitdifferenz von 1 d pro ganze Tepale. Vergleichen wir nun die in Tabelle 8 angegebenen Veränderungen des EN, LN und TN der unteren und oberen „Hälften" sowie der ganzen Blütenblätter dieses Versuches, welche in Prozenten des TN der

[1] Über Wurzel-Sproß-Beziehungen vgl. K. MOTHES, Kulturpflanze **1**, 157—169 (1953).

ganzen Tepalen zu Anfang jedes der 5 aufeinanderfolgenden Versuchstage ausgedrückt sind!

Da finden wir wieder die ziemlich gleichmäßige tägliche TN-Vermehrung der ganzen Tepalen vom ersten bis vierten Tag (+12,3%/+10,0%/+7,8%/+9,3%). Darauf scheint zwischen dem vierten und fünften Tag der Gipfel der TN-Kurve überschritten zu werden (−4,8%). Demgegenüber haben wir zwischen dem dritten und vierten Tag das Umschwenken im Eiweiß-Haushalt festzustellen: Differenz = 1 d. Entsprechend ergeben sich die Gipfel der TN- und EN-Kurven für die unteren und oberen „Hälften" ebenfalls in einem Abstand von etwa 1 d. Wenn sich für die unteren Hälften durch derartigen Zahlenvergleich zunächst nur etwa $^1/_2$ Tag als Zeitdifferenz ergibt, so muß man doch bedenken, daß der N-Export hier durch den aus den oberen „Hälften" kommenden N-Rückstrom teilweise maskiert sein dürfte.

Tabelle 8. *Tulipa Gesneriana* L., *„Inglescombe Yellow", Schnitt-Tulpen bei 20—33° C, Tageslicht (Versuch von Abb. 7a). — Veränderungen des Gehaltes an Eiweiß-N, löslichem N und Total-N in unteren und oberen Tepalen-„Hälften" an 5 aufeinanderfolgenden Tagen,* bezogen auf den zu Anfang eines jeden Tagesintervalls im ganzen Blütenblatt vorhandenen TN (= 100).

Tag	Organteil	Eiweiß-N %	Löslicher N %	Total-N %
1. d	untere „Hälften"	+1,2	+2,8	+ 4,0
	obere „Hälften"	+1,2	+7,1	+ 8,3
	ganze Tepalen	+2,4	+9,9	+12,3
2. d	untere „Hälften"	+1,2	+1,3	+ 2,5
	obere „Hälften"	+1,3	+6,2	+ 7,5
	ganze Tepalen	+2,5	+8,5	+10,0
3. d	untere „Hälften"	+0,5	+2,9	+ 3,4
	obere „Hälften"	+0,2	+4,2	+ 4,4
	ganze Tepalen	+0,7	+7,1	+ 7,8
4. d	untere „Hälften"	+1,5	+7,3	+ 8,8
	obere „Hälften"	−1,6	+2,1	+ 0,5
	ganze Tepalen	−0,1	+9,4	+ 9,3
5. d	untere „Hälften"	−1,6	+1,4	− 0,2
	obere „Hälften"	−3,1	−1,5	− 4,6
	ganze Tepalen	−4,7	−0,1	− 4,8

Somit können wir wohl annehmen, daß auch die kleinsten Flächenelemente, auf deren Verhalten es ja ankommt, mit dem N-Export später beginnen als mit der EN-Abnahme. Doch sollte die experimentelle Grundlage dieser Annahme verbreitert werden.

Tabelle 8 enthält noch eine weitere bemerkenswerte Beobachtung, welche offenbar durch glücklich ausgefallene Anordnung der Probennahmezeiten und günstige Transportgeschwindigkeiten möglich wurde.

Betrachten wir die Ergebnisse für den vierten Tag: Es kam zu dem seit 3 Vortagen etwa „üblichen" N-Import in die ganzen Tepalen von +9,3% (+12,3%/+10,0%/+7,8%). Die oberen „Hälften" erhielten davon in der Tagesbilanz fast nichts (+0,5%). Die unteren aber nahmen — offenbar infolge des zusätzlichen Rücktransportes aus den oberen „Hälften" bzw. einer Stauung — übernormal viel N (und zwar LN!) auf (8,8% gegen 4,0%/2,5%/3,4% an den Vortagen).

Diese Beobachtung bedeutet einen weiteren Hinweis darauf, daß der N, dessen Verschwinden wir feststellen, tatsächlich zurücktransportiert wird.

Auch der Versuch, die Zeitdifferenz zwischen den EN- und TN-Gipfeln mit einem bestimmten Ausmaß bereits eingetretenen Eiweiß-Abbaus in Zusammenhang zu bringen, schlägt fehl: Tabelle 6/C.

Man sollte hier noch fragen, ob eine bestimmte Anreicherung exportierbarer N-Körper im Gewebe u. a. als Folge des Eiweißabbaus den Anstoß zum Beginn des Exports geben möchte. Doch reicht die Zahl meiner untereinander vergleichbaren entsprechenden Parallelversuche leider nicht aus, um bei der starken individuellen Streuung der Werte LN pro FG und LN pro FL eine Entscheidung zu fällen. Bisher habe ich bei entsprechendem Auswerten von Tulpenversuchen nicht den Eindruck bekommen können, daß hier die gesuchte Lösung des Rätsels stecke, welches Moment den erkennbaren Export in Gang bringt.

Phillis und Mason (1936) sind mit Baumwollblüten zu dem Ergebnis gekommen, daß keine feste Proportion zwischen der augenblicklichen LN-Konzentration im Preßsaft und der TN-Exportgeschwindigkeit besteht. Sie konnten die Annahme des Phloem-Transportes begründen. — Auch unsere Kurven lassen durchweg den lawinenartigen Charakter des Exportes erkennen, der, wenn er einmal in Gang gekommen ist, sich ungeachtet der herrschenden LN-Konzentration zu beschleunigen scheint. Das Wiederabstoppen dieser großen Geschwindigkeit, wie es sich z. B. aus den von Blank und Frey-Wyssling (1941) angegebenen Zahlen für die N-Auswanderung aus Maiskoleoptilen ergibt, wurde von mir — wohl mangels entsprechender Ausdehnung der Beobachtungsbereiche — nicht miterfaßt. Phillis und Mason haben an 2 Tagen im *Freiland* geerntet und scheinen — den Diagrammen nach — den Exportbeginn bezeichnenderweise einmal 2 h vor, das andere Mal 2 h nach dem Öffnen der Blüten gefunden zu haben, und zwar sicher im ersten Fall unmittelbar vor, im zweiten erst nach einem beträchtlichen Ansteigen der N-Konzentrationen im Saft.

Vielleicht reagiert das Transportsystem auf das Ausmaß der erwogenen Anlässe je nach Bedingungen verschieden empfindlich, wie wir schon bei Vergleich der an *Cosmos* und *Dahlia* gefundenen Ergebnisse vermuteten. Doch könnten die eigentümlichen für *Cichorium* gefundenen N-Kurven und die mögliche Fernwirkung im Falle des Tulpen-Umpflanzversuches noch zu anderen Deutungen veranlassen.

Aus diesen letzten Betrachtungen geht deutlich hervor, daß besonders die Frage nach der Mechanik des Zustandekommens eines aktiven Ferntransportes nur mit *hervorragend einheitlichem* und *unter streng definierten Bedingungen gehaltenem Pflanzengut* zu klären sein wird!

D. Diskussion

I.

Wie die vorigen Abschnitte zeigen, habe ich den Eiweiß- und Total-N-Haushalt recht verschiedener Objekte bei gleichzeitigem Streckungswachstum untersucht. Zu der Frage, ob hier unter „Streckungswachstum" Wachstum mit Ausdehnung auf ganzer Länge oder Oberfläche der Zellen (extension growth) oder Spitzenwachstum (tip growth) gemeint sei, kann ich leider nur Vermutungen äußern. Die Streckung der Epidermen dürfte dem ersten Typ entsprechen, wie auch die neusten Untersuchungen von Castle (1955) an Haferkoleoptilen ergaben. Die

Ausdehnung der Mesophyllzellen scheint hingegen mindestens auch Züge des letzteren zu tragen, da sie sich teilweise — z. B. bei *Cichorium* — geradezu nach Art eines „Arm-Parenchyms" entwickeln. Auch das Ausmaß der Membranstreckung ist besonders wegen der Intercellularenbildung gar nicht ohne weiteres abzuschätzen und dürfte oft ein gutes Stück hinter der Vergrößerung der gemessenen Spreitenflächen zurückbleiben. *Pellia*-Seten sind auch in dieser Hinsicht der weitaus übersichtlichste Fall, da sie gar keine Intercellularen bilden und sich bei der Streckung kaum verbreitern (OVERBECK 1934; MÖBIUS 1915).

Für *Pellia*-Seten, *Hosta*-Filamente und in gewisser Weise auch Blütenblätter von *Hydrocleis* und *Tulipa* ist Streckung auf ganzer Länge beobachtet. Die grundsätzlich wichtige Feststellung BURSTRÖMS (1953, 1955), daß „große Perioden" für ganze Organe einerseits und deren Zellen andererseits nicht den gleichen Verlauf zu haben brauchen, dürfte vorliegende Untersuchung nicht grundlegend anfechten, weil die Entwicklungsgradienten in den studierten Organen nicht steil sind; außerdem sollte die teilweise getrennte Analyse von „oberen" und „unteren Hälften" vor prinzipiell unsinnigen Mittelwertbildungen bewahrt haben.

Wenn die durch Beobachtung in Tagesintervallen ermittelten Kurven Schlüsse auf Gleichzeitigkeit der gefundenen einzelnen Prozesse ausreichend berechtigen sollen, so dürfen sie nicht von unerkannten, etwa periodischen Schwankungen überlagert sein. Diurnales Schwanken des Eiweißgehaltes ist bei Laubblättern mehrfach beobachtet worden (CHIBNALL 1923, GOUWENTAK 1929, MOTHES 1926, 1931 u. a.). Angesichts dieser nicht in allen Fällen ausgeschlossenen Möglichkeit von Irrtümern können wir unser Urteil dennoch auf die an *Hydrocleis* und *Cichorium* in kurzen Zeitabständen beobachteten Zusammenhänge stützen. Aber auch die Blütenblätter von *Tulipa Gesneriana* „Inglescombe Yellow" dürften in allen Teilen und mit gleichmäßiger Geschwindigkeit gewachsen sein und ihren N-Haushalt kontinuierlich im Sinne der gefundenen Kurven geführt haben, sofern sie unter konstanten Bedingungen und mehr oder weniger im Dunkeln gestanden haben. Gründe für diese Annahme sind teilweise schon auf S. 491ff. dargelegt.

Die überwältigende Mehrheit meiner Beobachtungen spricht gegen die von anderer Seite behauptete notwendige Verbindung des Streckungswachstums mit einem Plasmawachstum. Die entsprechenden (in der Zusammenfassung noch einmal geordnet wiedergegebenen) Argumente wurden im Abschnitt C/III, S. 499, zu einem Indizienbeweis zusammengezogen, der mir alles zu enthalten scheint, was die angewandte Methodik in dieser Richtung zu erkennen und auszusagen gestattet. Auf die mögliche Bedeutung dieser Einschränkung mußte allerdings schon eingangs hingewiesen werden.

Ich habe meistens gleiche Objekte unter verschiedenen Temperaturen beobachtet. Diese veränderte Bedingung wirkt offenbar auf beide Vorgänge direkt ein: Wäre das Streckungswachstum notwendig an eine Eiweiß-Vermehrung gebunden, so hätte sich vor allem nicht ergeben dürfen, daß

1. alle 8 näher untersuchten Objekte sich bei gleichzeitigem und bis zu fast 2 Drittel der Eiweiße erfassendem Abbau zu strecken vermögen und daß

2. in vergleichbaren Versuchen die Streckung beim stärksten Abbau am intensivsten sein kann.

Allerdings wuchsen gelegentlich diejenigen Organe stärker, welche schon zu Anfang oder während der ganzen beobachteten Entwicklung am meisten Eiweiß gebildet hatten. Doch dürfte dieses Zusammentreffen angesichts der Fülle gefundener Gegenargumente nicht mehr als kausale Folge des Plasmawachstums zu erklären sein.

Boroughs und Bonner haben 1953 festgestellt, es rufe eine vermutlich primär auf das Streckungswachstum wirkende förderliche Heteroauxin-Dosis keine erhöhte Protein-Vermehrung und -Synthese hervor. In meiner Arbeit ist nun u. a. noch die Gegenprobe zu diesem wichtigen Hinweis gegen die Kausalitätsannahme erbracht worden, nämlich daß ein Einfluß, welcher direkt nur die Eiweiß-Vermehrung fördert oder hemmt, ohne entsprechende Wirkung auf das Wachstum bleibt. Wir sind wohl kaum in der Lage, ein entsprechend einseitig wirkendes Agens künstlich zuzuführen. Jedoch scheint die Natur dieses Experiment in den von mir beobachteten Cichorien-Blütenzungen selbst angestellt zu haben.

II.

Der Eiweiß-Haushalt der Korolle erwies sich bereits bei den 1932 veröffentlichten Untersuchungen von Schumacher als recht mannigfaltig. So konnten z. B. die Petalen ihren Eiweiß-Gehalt während eines längeren Abschnittes der Anthese „konstant" erhalten oder aber mindestens vom Aufblühen an vermindern. Letzteres fanden später auch Combes (1935) sowie Phillis und Mason (1936). Ich kann nun auf Grund meiner Freilandbeobachtungen an *Tulipa* eine dritte Möglichkeit hinzufügen, daß nämlich die Eiweißvermehrung nach der Knospenöffnung noch tagelang weiterläuft und dabei u. U. anfangs sogar das Ausmaß des gleichzeitigen Streckungswachstums übertrifft. Auch bei *Cosmos*, *Dahlia*, *Anemone* und *Hydrocleis* (1954) nahm die Korolle unter bestimmten Bedingungen noch während der Anthese an Eiweiß zu.

Schumacher konnte ferner die zahlreichen seinerzeit von ihm untersuchten Korollen noch mit Ausnahme weniger Übergangsformen 2 Typen zuordnen: Die einen welkten an der Pflanze und gaben N zurück, die anderen wurden turgeszent mit mehr oder weniger dem vollen N-Gehalt

abgeworfen. In meinen intensiver vorgetriebenen Studien zeigte sich, daß die turgeszent abfallenden Blütenzungen der Dahlie und Perigonblätter geschnittener (!) Tulpen, bevor sie abgeworfen wurden, nicht nur unerwartet beträchtlich Eiweiß abbauten, sondern auch N-Körper an die Pflanze zurückgeben konnten. Dieses speziell SCHUMACHERS Befunden an Dahlien widersprechende Ergebnis könnte darauf zurückzuführen sein, daß ich mit einer anderen Sorte gearbeitet habe. Doch vermute ich, daß auch das Ausmaß des Rücktransportes unter anderem von den Außenbedingungen abhängt. Ich habe dies zwar meist mangels Ausdehnung der Beobachtungsdauer nicht definitiv festgestellt. Meine Vermutung kann sich aber auf Dahlienversuche bei 13, 20 und 27,5° C stützen: Hier dürften die höheren Temperaturen die Eiweißverminderung in ähnlichem Maße beschleunigt haben wie sie die Lebenszeit der Zungenblüten verkürzten. Der N-Rücktransport schien dagegen gerade bei der hohen Dauertemperatur nur sehr träge einzusetzen; er konnte demnach bis zum Abfallen der Zungen nicht so weit führen wie unter kühleren, und zwar für den Export optimaleren Bedingungen (vgl. Abb. 10).

So dürften die von SCHUMACHER gefundenen Typen durchaus als 2 von mehreren Möglichkeiten extremen Verhaltens aufrechtzuerhalten sein, doch lassen sich diesen nicht bestimmte Objekte fest zuordnen.

Die durch SCHUMACHERS Untersuchungen ebenfalls geläufig gewordene Vorstellung, der Eiweißabbau möchte einer der Vorgänge sein, die zu Welken und Tod der Blüte führen, kann mindestens nicht für die Cichorien-Blütenzungen zutreffen. Letztere begannen regelmäßig und bis mindestens 4 h vor der geringsten Altersabnahme der Eiweiße zu welken. Das könnte erneut Zweifel erwecken, ob dem Abbau überhaupt die erwähnte Rolle zukomme. Es mag aber auch hier verschiedene Ursachen des natürlichen Todes geben, welche sich vielleicht sogar bei gleichen Objekten je nach Lebensbedingungen einstellen.

PAECH (1935) kam bei kritischer Durchsicht der Blütenbeobachtungen SCHUMACHERS zu dem gegenteiligen Schluß, es setzte der „explosionsartige Abbau" erst ein, wenn schon äußere Anzeichen einer Plasmaschädigung erkennbar geworden sind. Er deutete daher umgekehrt die rapide Verminderung als eine Folge des Zelltodes. Diese Ansicht bedarf mindestens noch der entsprechenden cytologischen Prüfung. Zwar gibt es Beobachtungen (BANCHER 1938), wonach einzeln verstreute Zellen der Korolle von *Iris*, aber auch von *Gladiolus*, während der Anthese mit ± rasch steigender Progression absterben; doch bleibt die Brücke von diesen zu unseren Eiweiß-Studien noch zu schlagen. Zahlreiche meiner Ergebnisse sprechen insofern für die Ansicht SCHUMACHERS, als sie zeigen, daß wachsende und also sicher noch lebende Organe sowie Teile derselben *(Tulipa)* ihren Eiweiß-Gehalt sogar weit stärker vermindern können, als man bisher wußte. Ob dieser prämortale Teil der

Verminderung aber — wie PAECH glaubte — entweder eine Folge des hohen Kohlenhydratverbrauchs in den Petalen (schließlich Veratmung der N-freien Restkörper) oder (und) des Abtransportes von N-Körpern ist, wäre erst zu beweisen.

Diese teilweise unerwarteten Ergebnisse meiner Arbeit dürften aber aus der umfassenderen Einsicht zu verstehen sein, daß die Pflanze ihrer Art nach nicht gebunden ist, den N-Haushalt etwa in bestimmten Proportionen zum übrigen Entwicklungsverlauf ihrer Organe zu führen. Vielmehr hängt es innerhalb eines weiten Spielbereichs von äußeren Faktoren und — wie vorliegende Untersuchungen zeigen — offenbar besonders von der Temperatur ab, ob sie sich hierin dem einen oder anderen Verhaltenstyp nähert. Es können so die zeitlichen und quantitativen Beziehungen zwischen den Kurvenverläufen des Wachstums und des Eiweiß-Gehaltes weitgehend abgewandelt werden. Aber auch das Wechselspiel zwischen N-Import und Eiweiß-Vermehrung, Eiweißverminderung und N-Export scheint nicht unter allen äußeren Umständen dieselben Regeln zu befolgen. Auch GREGORY und SEN (1937) fanden bei der Untersuchung der aufeinanderfolgenden Laubblätter von *Hordeum sativum*, indem sie den Pflanzen verschiedene K- und N-Ernährung boten, u. a. eine Unabhängigkeit in der Dauer von Aminosäureanreicherung und Eiweiß-Vermehrung.

Aus diesen Gründen erscheint es mir unzweckmäßig, die Phasen der beobachteten Entwicklung eines Pflanzenteils lediglich nach Vermehrung und Gleichbleiben des Eiweiß-Gehaltes einzuteilen, wie es OOTA und Mitarb. (1953) tun. Sie vermeiden (um nicht Verwirrung zu stiften, wie sie anmerken) in ihrer letzten Arbeit über die Keimlingsentwicklung von *Vigna sesquipedalis* die Begriffe „Teilungs"- und „Streckungswachstum" ganz, und setzen dafür „Protoplasmaprotein-Zellwandwachstum (PP/CW-growth)" und „Zellwandwachstum (CW-growth)" ein. Zwar läßt sich auch Teilungswachstum — jedenfalls relativ zum Streckungswachstum — durch äußere (Licht-)Einflüsse begünstigen, wie z. B. v. PAPEN (1935) bei verdunkelten Laubblättern von *Pisum sat.* fand. Und es dürfte das Umgekehrte beim Etiolieren der Stengel vorgehen, so daß auch die Begriffe „Teilungs"- und „Streckungswachstum" nicht fest proportionierte Phasen erfassen. Doch umschreiben sie grundlegendere, morphologisch begründete Entwicklungsschritte. Darum sollten sie für den Physiologen weiterhin ein Anhaltspunkt sein, welchen er stets benutzt, um in wachsenden Organen beobachtete Veränderungen der chemischen Zusammensetzung und andere Vorgänge zu kennzeichnen.

Ich will nicht verkennen, daß die gefundenen Kurven des N-Haushaltes dennoch eine gewisse endogene Gesetzlichkeit zu verraten scheinen. So konnte ich beobachten, daß selbst 2 nächstverwandte Formen wie rosablühende Sorten I und II von *Cosmos bipinnatus* unter gleichen Wetter- und Standortbedingungen deutlich verschiedene Kurven für Wachstum und Eiweiß-Gehalt aufwiesen. Andererseits sprechen dafür die von den Außenbedingungen merkwürdig unabhängigen N-Kurven von Cichorien-Blütenzungen. Und es wird hier auch nicht behauptet, daß

sich etwa gleiche Organe vollständig nach 2 extrem verschiedenen Verhaltenstypen hätten hinlenken lassen, es sei denn nach starkem experimentellem Eingriff, wie dem Isolieren der *Hosta*-Knospen.

III.

Hier mag auf Grund der Ergebnisse der vorliegenden Arbeit noch ein allgemeiner Ausblick auf den Eiweiß-Stoffwechsel der höheren Pflanze versucht werden. Die Eiweiße der lebenden Pflanzenzelle befinden sich nach unserer heutigen Kenntnis in einem dauernden gleichzeitigen Auf- und Abbau (MOTHES 1926, 1931, 1933; SCHOENHEIMER und Mitarb. 1939ff.; BOROUGHS und BONNER 1953; HEVESY, LINDERSTRÖM-LANG und Mitarb. 1940; CHIBNALL und WHILTSHIRE 1954 u. a.). Dies dürfte wenigstens so lange gelten, als die Organe ihre Fähigkeit zur Proteinsynthese nicht durch Alter oder besondere Anlässe verloren haben. Die gefundenen Kurven des Eiweißbestandes sind als Darstellungen des Bilanzverlaufs von gleichzeitiger Proteinsynthese und Proteolyse zu verstehen. Ihre Grundgestalt erwies sich für alle meine Objekte, wenn ich hier von den für ephemere Blüten ermittelten absehe, durch anfängliches Ansteigen und späteres Absinken gekennzeichnet. Sie entsprechen mithin durchaus den durch zahlreiche Autoren bekanntgewordenen (COMBES 1935, PHILLIS und MASON 1936 für Korollen; MOTHES 1926, 1931, GREGORY und SEN 1937 für Laubblätter; BROWN und BROADBENT 1950, ERICKSON und GODDARD 1951, ROBINSON und BROWN 1952 für Wurzelsegmente u. a.).

Ich beginne die Erörterung des möglichen Zustandekommens dieses verbreiteten Kurvenverlaufs mit der Frage, in welchem Sinne die Temperaturen auf den Eiweiß-Haushalt wirken. Meine Beobachtungen scheinen im allgemeinen die bekannte — im einzelnen noch recht mangelhaft erklärte — Regel zu bestätigen, daß niedere Temperaturen den Aufbau, höhere den Abbau begünstigen. MOTHES, der diesen Eindruck ebenfalls verschiedentlich gewann, vermutete schon 1926, die Temperatur wirke bei (Papilionaceen-)Laubblättern gleichzeitig auf 3 Vorgänge: „eine Eiweißsynthese auf Kosten von Asparagin, eine hydrolytische Eiweißspaltung mit nachfolgendem oxydativem Abbau der Spaltungsprodukte unter Asparaginbildung und einen Abtransport der löslichen Verbindungen."

Meine bisherigen Erfahrungen scheinen die Annahme einer weiteren Wirkungsweise zu erlauben: Die Höhe der Temperatur bestimmt im Bereich der Eiweißsynthese nicht nur die Geschwindigkeiten des gleichzeitigen Auf- und Abbaus und also der Vermehrung oder Verminderung des Bestandes, sondern sie beschleunigt auch Veränderungen, welche eine größere Bereitschaft zur Verminderung und schließlich den Verlust der Fähigkeit zur Vermehrung herbeiführen. Das Ausmaß der gesamten

Vermehrung ist durch ihre Geschwindigkeit und Dauer begrenzt. Die Zunahme kann bei einer höheren Temperatur schneller erfolgen, jedoch nur ein geringeres Ausmaß erreichen als bei niederer, wo sie langsamer, aber viel länger fortschreitet (*Tulipa*, Abb. 7a, b). Wie die Bereitschaft zur Verminderung auch in der Kühle allmählich wächst, scheinen besonders die Tulpen zu zeigen, welche nach verschieden langer Zeit von dort in die Wärme gebracht worden waren (Abb. 7a, 8a, b; vgl. auch die nur wenig verschieden alten *Hosta*-Knospen, Abb. 13c, d und 14a, b). Schließlich kommt es auch bei konstant niedriger, für die Vermehrung bisher recht günstiger Temperatur zur Verminderung. Die Verminderung dürfte, vielleicht abgesehen von diesem letzten Fall und also meistens, zu Anfang noch nicht obligat, sondern nur durch äußere Einflüsse bedingt sein.

So können Laubblätter anscheinend während der längsten Zeit ihres Lebens u. a. durch Temperaturschwankungen abwechselnd zu Verminderung und Vermehrung ihrer Eiweiße veranlaßt werden (Mothes 1926, Gouwentak 1929 u. a.). Ich gewann den Eindruck, daß dies auch bei *Tulipa Gesneriana* „Inglescombe Yellow", die ich halbtäglich höherer (24°) und niederer (7° C) Temperatur im Tag-Nacht-Wechsel unterwarf, sowie nach je 12 h Wärme bzw. Kühle analysierte, vor Erreichen eines gewissen Reifestadiums mehrfach hintereinander (wenigstens 2 d lang) gelingt. Doch dürften Richtung und Geschwindigkeit der Vorgänge nicht allein durch die im Wechsel herrschenden Temperaturen bestimmt werden. Es fehlt hier noch eine gründliche Studie an einheitlicherem Material.

Schließlich aber können Laubblätter schon vor dem Vergilben in ein Stadium gelangen, wo sie weder bei geeigneter Zucker- noch N-Ernährung weiterhin Eiweiß vermehren (Smirnow 1928, Mothes 1926, 1931). Unter Vergilben kann dieses Stadium nach Schumacher (1929) durch vorübergehendes Verdunkeln auch vorzeitig induziert werden. Bei Gerstenblättern fand Walkley (1940) eine gewisse Potenz zur Eiweißvermehrung dagegen noch bei beginnendem Vergilben. Mithin besteht zwischen diesen beiden Symptomen des Alterns kein festes zeitliches Verhältnis. Es scheint dieser Rückgang synthetischer Fähigkeit aber auch bei Gerste — vielleicht nur langsamer — stattzufinden. Nach Engelbrecht (1955) gehen auch isolierte Laubblätter, die nach Bewurzelung in Nährlösung tauchend wieder zu neuem Eiweißaufbau und Wachstum angeregt waren, unter scheinbar günstigsten Bedingungen doch endlich zur Eiweißverminderung über. Eine Austauschbarkeit der Faktoren Zuckergabe und Temperatursenkung für die Eiweißvermehrung konnte Mothes andererseits schon 1926 zeigen. Und so dürften wir wohl annehmen, daß auch die Blütenorgane schließlich unfähig werden, weiterhin ihren Eiweißgehalt zu erhöhen, ja auch nur aufrechtzuerhalten. Dieses Stadium will ich die „Reife zur unbedingten Eiweißverminderung" nennen.

Wieweit beobachtete Eiweiß-Verminderungen jeweils durch äußere Einflüsse bedingt sind oder aber auch durch optimale Bedingungen nicht vollkommen aufzuhalten wären, ist natürlich nicht ohne besondere Nachprüfung festzustellen. Die hier meist gebotenen dauernd konstanten Temperaturen kommen in der freien Natur jedenfalls nur selten vor. Und so fehlt es besonders auch an einer planmäßigen Analyse der Wirkungen des Temperaturwechsels und der im Wechsel herrschenden Temperatur auf den Eiweiß-Haushalt.

Ereignet sich das Umschwenken von Zunahme zu Abnahme während eines Aufenthaltes unter konstanten Bedingungen, so stellt sich besonders klar die Frage, welche inneren Veränderungen das Absinken des Eiweiß-Gehaltes herbeiführen mögen. Das Zutreffen der nun zu diskutierenden Möglichkeiten müßte zumal im Falle der studierten Blütenteile durchaus noch einmal im Zusammenhang geprüft werden.

Zunächst könnte man als Ursache einen Mangel an plastischen Stoffen oder geeigneter chemischer Energie vermuten. Nun währt aber der Import von N-Körpern — wie oben gezeigt wurde und ich auch den Angaben anderer Autoren entnehme — mindestens so lange wie die Eiweiß-Vermehrung und häufig länger. Dagegen sprechen m.W. nur einige der Befunde von GREGORY und SEN (1937). Die Blütenblätter enthalten ferner nach SCHUMACHERs Beobachtungen (1932, 1953), die ich für einige meiner Objekte bestätigen kann, noch nach Beginn der Eiweiß-Verminderung cytologisch erkennbare Reservestoffe. Der Abbau ließ sich in diesen seinen Versuchen nicht durch Zuckerfütterung aufhalten. PAECH wies 1935 darauf hin, daß der Nachweis von Reservestoffen (z. B. Stärke) noch nicht auf das Vorliegen plastischer Stoffe in aktiver Form schließen läßt. SMIRNOW kam aber bereits 1928 zu dem Schluß, es begrenze in älteren, keineswegs vergilbenden Blättern von *Helianthus* nicht der Gehalt an plastischen Stoffen (Monosen; Amino-, Amid- und Ammoniak-N) die Eiweiß-Vermehrung, da die Zunahme derselben nach dem Köpfen der Pflanzen nicht entsprechend wirkte. Neuerdings zeigten OOTA und Mitarb., wie bei Bohnen-Hypokotylen sowohl lösliche Zucker als N-Körper länger zunehmen als der Eiweiß-N.

Auch an für Synthesen geeigneter Energie scheint es bei Beginn der Verminderung noch nicht zu fehlen, denn häufig wuchsen die von mir und einigen eingangs erwähnten Autoren beobachteten Organe noch beträchtlich während der Eiweiß-Abnahme. Wie THIMANN (1951, 1954) besonders hervorhebt, ist ein StrW aber u. a. nur möglich, wenn genügend Energie freigelegt wird. Die Peptidbindung kostet zudem nur relativ wenig Energie (TAMIYA 1932). Und so halten auch MOTHES (1931) und PAECH (1935) diesen Faktor nicht für den die Proteinsynthese begrenzenden.

Es scheint daher, als wäre die Ursache der Verminderung eher im Bereich der enzymatischen Steuerungsmöglichkeiten zu suchen. MOTHES (1933) fand, daß eine Proteinase vom Papain-Typ in älteren Laubblättern

zwar in geringerer Menge, aber vollkommener aktiviert vorliege. Ihre Aktivität erwies sich von mancherlei äußeren und inneren Faktoren (darunter der Welkegrad: Stomataschluß) abhängig, deren aktivierende Wirkung sich weitgehend durch eine Senkung des Oxydationspotentials im Plasma erklären ließ. Aber auch p_H, Salzgehalt, Plasmastruktur u. a. dürften hier von Einfluß sein. Die Bedeutung dieser Faktoren und möglichst auch die Verhältnisse am Reaktionsort müßten sicherlich in unserem Zusammenhang noch eingehend geprüft werden. Nun vermag aber die Menge aktivierter Proteinasen für sich allein ohnehin nicht zu erklären, wieso die Hydrolyse über die Peptidisierung überwiegt, da sie wahrscheinlich beide Reaktionen katalysieren.

So ist zur weiteren Erklärung vor allem an die Nucleoproteide zu denken. Diesen Körpern kommt offenbar eine unentbehrliche Mitwirkung bei der Proteinsynthese zu (Caspersson 1950, Brachet 1952 u. a.). Vielleicht sind sie als Reaktionssphäre der Synthese im engeren Sinne aufzufassen (Matrizentheorie). Aber auch ihre Beteiligung als Katalysatoren oder Energieüberträger wird erwogen (Frey-Wyssling 1955, dort weitere Literatur).

Im Bereich unserer Objekte ist durch Phillis und Mason (1936) bekannt geworden, daß in Baumwollblüten etwa gleichzeitig mit der Eiweiß-Verminderung eine Abnahme der vermutlich im Plasma festgelegten Phosphorsäure erfolgte. Dafür lieferte Champigny (1953) eine gewisse Bestätigung, indem sie mitteilte, daß der Gesamt-Phosphorgehalt des Perigons von *Narcissus* etwa vom Aufblühen an vermindert wurde. An Bohnen-Hypokotylen konnten Oota und Mitarb. sowie Osawa und Oota (1953) sogar zeigen, daß die Eiweißvermehrung gleichzeitig mit dem Beginn einer beträchtlichen Abnahme des Pentose-Nucleinsäure-Phosphors aufhörte[1]. Bogen und Keser (1954) deuteten die beobachtete Wirkung von Acridinorange auf Hefezellen dahin: es würden die Enzyme der Proteinsynthese (vermutlich Ribonucleoproteide) blockiert und es werde darüberhinaus wahrscheinlich die normale, sonst $\pm$ im Gleichgewicht mit dem Aufbau stehende Rate des Abbaus an den freigelegten Aminosäuren erkennbar (vgl. ferner Bogen und Elste 1955). Eine solche Blockierung oder sonstige Ausschaltung könnte vielleicht auch bei unseren Objekten mehr oder minder schnell erfolgt sein und deren „Reife zur unbedingten Eiweißverminderung" ausgemacht haben.

Ob wir aber im späteren Altersabbau eben die Rate des vorher $\pm$ im Gleichgewicht mit dem Aufbau befindlichen Abbaus zu sehen bekommen, bleibt höchst fraglich. Denn die Organe entwickeln sich, wandeln dabei z. B. die Aktivitäten verschiedenster Enzyme (Robinson und Brown 1952, 1954) und wahrscheinlich selbst die allgemeine Zusammensetzung der Eiweiße (Sisakjan 1953, Morgan und

[1] Zu einer Beziehung Temperatur/Ribonucleinsäuregehalt/Wachstum vgl. R. Wellerson u. P. A. Tetrault. J. Bact. **69**, 449—454 (1955).

REITH 1954, METZNER 1955, dort weitere Literatur, l.c., p. 523). Schließlich dürfte der Abbau zu strukturellen Veränderungen führen, auf deren Bedeutung in diesem Zusammenhang öfter verwiesen worden ist.

Werden N-Körper häufig länger importiert als Eiweiße vermehrt, so läßt dies noch nicht sicher darauf schließen, daß die Proteinsynthese gerade durch Veränderungen des spezifischen Enzymsystems relativ geschwächt sei. Es könnten auch verschiedene andere vorbereitende Prozesse begrenzend wirken. Die importierten N-Körper brauchen nicht in die erforderlichen Eiweißbausteine umgewandelt zu werden, und das durch oxydative Desaminierung von Abbauprodukten freiwerdende NH_3 muß gleichfalls nicht zur Synthese der benötigten Aminosäuren dienen. Es könnte sich vielmehr nun in basischen Aminosäuren wiederfinden (wie PAECH vermutete) oder aber den Weg der neuerdings von VENEKAMP (1955) durch chromatographische Analysen besonders erfolgreich studierten Amid-(Asparagin-)Bildung gehen. In diesem Zusammenhang würde die Frage nach einer Veratmung der desaminierten Restkörper der Aminosäuren erneut zu stellen sein. Denn es erscheint nicht unmöglich, daß die Korollen in späteren Stadien der Eiweiß-Verminderung doch so arm an Zuckern werden, daß sie wenigstens teilweise zur „Eiweißveratmung" übergehen. Einen gewissen Anhalt bieten die Beobachtungen von COMBES (1936), wonach die Zucker im Lilien-Perianth bis zum Ende der Anthese weitgehend verschwinden. Auch IVANOW (1927) macht einige diesbezügliche Angaben.

Verschiedene Forscher kamen zu der Hypothese, es durchliefe der N in den Blättern einen Cyclus über Aminosäuren/Eiweiße/Aminosäuren, um aus den letzteren oxydativ auf geeignete organische Säuren transaminiert zu werden. Dadurch sollten in der Hauptsache die neuen Eiweißbausteine entstehen und der Kreis geschlossen werden (PAECH 1935, GREGORY und SEN 1937, CHIBNALL 1939). Neuerdings glauben CHIBNALL und WILTSHIRE (1954) die Existenz dieses „Proteincyclus" zu beweisen. Es scheint mir aber nach wie vor der eigentlich erforderliche Beweis zu fehlen, daß Auf- und Abbau getrennte Wege gehen und also nicht als bloße Richtungsumkehr derselben Reaktionsketten zu verstehen sind. Diesen Mangel könnte man vielleicht schon beseitigen, indem man mit Hilfe der oben wiederholt aufgezeigten Temperaturwirkung gleiche Systeme zu beträchtlicher Vermehrung bzw. Verminderung der Eiweiße veranlaßt und einerseits die primären Vorstufen, andererseits die primären Zerfallsprodukte einzeln quantitativ bestimmt.

IV.

Die Frage nach dem Moment, welches den aktiven N-Rücktransport auslöst, ist bereits im Abschnitt C/V, S. 505 ff. näher diskutiert: Eintritt einer Proteinverminderung führt keineswegs stets unmittelbar zum bilanzmäßig erkennbaren N-Export. Auf den Anfall von Abbauprodukten im Gewebe reagiert das Transportsystem, wenn überhaupt, so vielleicht je nach den herrschenden Temperaturen verschieden empfindlich. Eine gewisse Vermutung in dieser Richtung hat MOTHES bereits 1926 aus-

gesprochen. Die Geschwindigkeit des einmal in Gang gekommenen Exportes ist sicher — wie PHILLIS und MASON (1936) feststellten — keineswegs proportional der Konzentration löslicher N-Körper am Herkunftsort. Ob aber der Anstoß zur Translokation doch durch Erreichen einer — vielleicht je nach Temperatur verschieden hohen bestimmten Konzentration erfolgt, müßte noch eingehend an genügend homogenem Pflanzenmaterial, und zwar unter besonderer Berücksichtigung der Wanderform des N geprüft werden.

Die hier beobachteten N-Verluste allein als Folge von Exportvorgängen zu verstehen, ist nach heutigem Wissen berechtigt. So konnte bereits SCHUMACHER (1932) darauf hinweisen, daß die von KLEIN und STEINER (1928) entdeckten NH_3- (und Amin-)Exhalationen keinen mit unserer Methodik meßbaren Anteil an den gefundenen N-Verminderungen haben dürften. Ich konnte durch getrennte Untersuchung basaler und apikaler Tepalenhälften ferner direkt einen Abwanderungsvorgang aufzeigen (S. 506). Und auf Wasser schwimmende *Pellia*-Seten verschiedener Längenklassen (10—54 mm) bzw. ganze Sporophyten gaben in 24 h weder in das Substrat noch an die Luft mehr als 1—20‰ ihres gesamten N ab; diese Mengen aber lagen jeweils innerhalb der Fehlergrenze der Methode. So dürften Fehldeutungen infolge Ausscheidung *basischer* gasförmiger N-Verbindungen bei meinen Objekten als ausgeschlossen zu betrachten sein.

Wenn Eiweiß-Abbau und N-Export, N-Import und Eiweiß-Aufbau so harmonisch Hand in Hand gehen, wie es bei den Cichorien-Blütenzungen beobachtet wurde, liegt es zwar besonders nahe, die Steuerung der Stofftransporte allein durch Angebot und Verbrauch, also letztlich durch Massenwirkungen zu erklären. Doch wird man wohl im Auge behalten müssen, daß die mehrfach gefundene Harmonie von Stofftranslokationen und dem Stoffwechsel der einzelnen Organe einer Pflanze das Ergebnis jeder guten Regulation und also nicht ohne weiteres Beweis dafür sein kann, daß allein die chemischen Massen als solche die Vorgänge lenken.

CHIBNALL vermutete 1939 auf Grund der oft gemachten Erfahrung, daß abgeschnittene Laubblätter rasch Eiweiß vermindern, es möchte das Wurzelsystem, möglicherweise hormonal, regulierend auf den Proteinspiegel wirken. Ich konnte nun beobachten, daß Blüten, deren Stengel unter- oder oberhalb der Laubblätter durchschnitten waren und in Wasser tauchten (*Tulipa*, Abb. 7a u. b, S. 489; gelegentlich bei *Hydrocleis*, 1954; *Hosta*, Abb. 13d, S. 496), durchaus noch einer gewissen Eiweißvermehrung fähig sind, was ja unter besonderen Bedingungen auch für abgetrennte Laubblätter zutrifft. Doch wird der Gedanke an eine regulatorische Wirkung seitens der Wurzel auch durch meinen Tulpen-Umpflanzversuch wieder angeregt. Vielleicht wären Systeme, wie sie CHIBNALL (1954) u. a. sowie ENGELBRECHT (1955) in den bewurzelten Laubblättern heranzogen, wegen ihrer Einfachheit besonders geeignet, endlich auch einmal den Mechanismus solcher Regulationen aufzuklären.

Die Existenz von Fernsteuerungen für den Eiweißhaushalt schienen u. a. bereits die Entdeckungen verschiedener Bestäubungswirkungen bei

Orchideen durch FITTING (1909ff.), SCHUMACHER (1932) und GESSNER (1948) anzudeuten. Und ich glaube, daß gerade die Erforschung dieser vermuteten Fernsteuerungsmechanismen eine ebenso wesentliche wie großartige Ansicht vom Organismus der höheren Pflanze herbeiführen wird. Ihre Teile dürften, wiewohl sie gesondert fortzubestehen vermögen, im Zusammenhang durch viele noch unbekannte physiologische Wechselbeziehungen verbunden sein. Die Ordnung dieser Beziehungen mag sich als die den Gliedern des pflanzlichen Organismus übergeordnete physiologische Ganzheit erweisen.

Freilich sind die hier mitgeteilten Kurven für N-Fraktionen, Größe und Frischgewicht nur die äußeren Gestalten je einer großen Zahl von Einzelvorgängen. Eine Reihe von Fragen, die sich nun näherhin teils den einzelnen chemischen Prozessen, teils der Lokalisation derselben auf die sich entwickelnden Zellen und deren Organelle zuwenden müssen, konnte nur in der Diskussion angeschnitten werden. Doch erscheint es wertvoll, gerade heute, da die ins einzelne vorzutreibende physiologische Analyse methodisch immer aufwandreicher wird, mit Hilfe eines relativ einfachen Verfahrens erneut auf die Mannigfaltigkeit der Möglichkeiten und die Bedeutung der schon von GOETHE geforderten „Vermannigfaltigung eines jeden einzelnen Versuches" aufmerksam geworden zu sein.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse

1. Es wird der Eiweiß-Haushalt während des reinen Streckungswachstums (= Str. ohne Kern- und Zellteilungen) von Korollen verschiedener Mono- und Dikotylen sowie den Staminalfilamenten der Funkie und Sporogonstielen von *Pellia* untersucht.

2. Die Mannigfaltigkeit und ontogenetische Abwandelbarkeit der Verhältnisse sind außerordentlich groß und erklären z. T. die in der Literatur vorliegenden widersprechenden Angaben: Intensives Streckungswachstum kann bei Korollen gewisser Objekte bis zu seinem Abschluß von proportionaler, ja teilweise noch stärkerer Vermehrung des Eiweiß-N begleitet sein oder aber ganz im Gegenteil vollständig bei gleichbleibender und sinkender Eiweiß-N-Bilanz verlaufen. Zwischen diesen beiden Extremen halten sich Entwicklungen, teilweise derselben Objekte, mit steilerem oder flacherem Ansteigen und nachfolgendem Absinken des Eiweiß-N-Gehaltes während des intensiven Streckungswachstums. Die ephemeren Petalen von *Hydrocleis* können ihren Eiweiß-N-Spiegel bei fortdauernder Streckung stundenlang auf derselben Höhe erhalten. *Cichorium*-Blütenzungen zeigen im Laufe ihrer Entfaltung charakteristische Ab- und Wiederzunahme des Eiweiß-N-Gehaltes zu bestimmten Morgenstunden.

3. Die Gestalt der Eiweiß-N-Kurve für dasselbe Objekt sowie deren zeitliche Beziehungen zum Wachstumsverlauf werden besonders durch verschiedene Temperaturen in weiten Grenzen abgewandelt.

4. Gegen die von anderer Seite vermutete Kausalbeziehung zwischen Streckungswachstum und Protoplasmavermehrung sprechen folgende Argumente:

a) Bei allen 8 gründlicher untersuchten Objekten gibt es unter gewissen Bedingungen Streckungswachstum bei gleichzeitiger Eiweiß-N-Verminderung(maximal −30 bis −62%).

b) Auch in Fällen, wo „normalerweise" die gesamte Streckung bei Eiweiß-N-Vermehrung stattfindet, läßt sich experimentell Streckungswachstum bei Eiweiß-N-Verminderung herbeiführen.

c) Letztere hemmt die weitere Streckung keineswegs proportional; vielmehr kann beim stärksten Eiweiß-Abbau gleicher Objekte der größte relative Streckungzuwachs erfolgen.

d) Zwar wird beobachtet, daß einige Organe mit der stärksten anfänglichen oder aber dauernden Eiweiß-N-Vermehrung am größten werden; eine Proportionalität des Ausmaßes der gleichzeitigen Prozesse ist aber auch hier nicht festzustellen.

e) Die Gestalt der Eiweiß-N-Kurven von *Cichorium* ist im Gegensatz zur Wachstumskurve weitgehend unabhängig von der momentanen Lufttemperatur, so daß sich die zweite gegenüber der ersten durch die augenblickliche Witterung zeitlich stark verschieben läßt.

5. Die Dauer der Eiweiß-N-Vermehrung in den Blütenblättern wird nicht durch den quantitativen Import von (löslichen) N-Körpern begrenzt.

6. Der N-Export ist nicht unmittelbare automatische Folge des Beginns eines bemerkbaren Eiweiß-Abbaus und des Anfalls N-haltiger Abbauprodukte. Vielmehr könnte das Transportsystem auf diese Impulse seinerseits je nach den herrschenden Temperaturbedingungen reagieren.

Die Anregung zu dieser Arbeit und jede mögliche Förderung verdanke ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. W. Schumacher.

Literatur

Askenasy, E.: Über das Wachstum der Fruchtstiele von Pellia epiphylla. Bot. Ztg **32**, 237—238 (1874). — Avery, G. S., and F. Engel: Total nitrogen in relation to age and position of cells in Avena coleoptiles. Amer. J. Bot. **41**, 310 bis 315 (1954). — Bancher, E.: Zellphysiologische Untersuchungen über den Abblühvorgang bei Iris und Gladiolus. Österr. bot. Z. **87**, 221—244 (1938). — Beck, W. A.: Production of solutes in growing epidermal cells. Plant Physiol. **16**, 637—642 (1941). — Blank, F., u. A. Frey-Wyssling: Der Stickstoffhaushalt der Roggenfilamente. Verh. schweiz. naturforsch. Ges. Locarno **1940**, 165—166. — Protoplasmawachstum und N-Wanderung in der Koleoptile von Zea Mays. Ber. schweiz. bot. Ges. **51**, 116—142 (1941). — Protoplasmatic growth in the hypanthium of Oenothera acaulis during cell elongation. Ann. of Bot., N. S. 8, 71—78 (1944). — Böhmker, H.: Beiträge zur Kenntnis der floralen und extrafloralen Nektarien. Beih. bot. Zbl. **33**, 169—247 (1917). — Böhner, Ph.: Über die thermonastische Blütenbewegung bei der Tulpe. Z. Bot. **26**, 65—107 (1933). — Zur Thermonastie der Tulpenblüte. Ber. dtsch. bot. Ges. **52**, 336—347 (1934). — Bogen, H. J., u. M.

KESER: Eiweißabbau durch Acridinorange bei Hefezellen. Physiol. Plantarum (Copenh.) **7**, 446—462 (1954). — BOGEN, H. J., u. U. ELSTE: Zur Physiologie der Acridinorange-Wirkung. Untersuchungen an Hefezellen. Planta (Berl.) **45**, 325 bis 375 (1955). — BOLD, H. C.: The nutrition of the sporophyte in the Hepaticae. Amer. J. Bot. **25**, 551—557 (1938). — BONNER, J.: The growth and respiration of the Avena coleoptile. J. Gen. Physiol. **20**, 1—11 (1936). — Limiting factors and growth inhibitors in the growth of the Avena coleoptile. Amer. J. Bot. **36**, 323—332 (1949). BOROUGHS, H., and J. BONNER: Effects of indoleacetic acid on metabolic pathways. Arch. of Biochem. a. Biophysics **46**, 279—290 (1953). — BOYSEN-JENSEN, P.: Pflanzenphysiologie, S. 315 u. 289. Jena 1939. — BRACHET, J.: The role of the nucleus and the cytoplasm in synthesis and morphogenesis. Symposia Soc. Exper. Biol. **6**, 173—200 (1952). —BROWN, R., and D. BROADBENT: The development of cells in the growing zones of the root. J. of Exper. Bot. **1**, 249—263 (1950). — BROWN, P., W. S. REITH and E. ROBINSON: The mechanism of plant cell growth. Symposia Soc. Exper. Biol. **6**, 329—347 (1951). — BURSTRÖM, H.: Studies on growth and metabolism of roots. V. Cell elongation and dry matter content. Physiol. Plantarum (Copenh.) **4**, 199—208 (1951). — IX. Cell elongation and water absorption. Physiol. Plantarum (Copenh.) **6**, 262—276 (1953). — Zur Wirkungsweise chemischer Regulatoren des Wurzelwachstums. Bot. Not. (Lund) **108**, 400—416 (1955). — CASPERSSON, T.: Cell growth and cellfunction. New York 1950. — CASTLE, E. S.: The mode of growth of epidermal cells of the Avena coleoptile. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **41**, 197—199 (1955). — CHAMPIGNY, M. L.: Variations de la composition minerale du perianthe de Narcissus Pseudonarcissus au cours de son développement. Rev. gén. Bot. **60**, 475—484 (1953). —CHIBNALL, A. C.: Diurnal variations in the protein nitrogen of runnerbean leaves. Biochemic. J. **18**, 386—394 (1924). — Protein metabolism in the plant. New Haven 1939. — Protein metabolism in runner-bean leaves. New Phytologist **53**, 31—37 (1954). — CHIBNALL, A. C., and G. H. WILTSHIRE: A study with isotopic nitrogen of protein metabolism in detached runner-bean leaves. New Phytologist **53**, 38—43 (1954). —CHRISTIANSEN, G. S., and K. V. THIMANN: The metabolism of stem tissues during growth and its inhibition. III. Nitrogen metabolism. Arch. of Biochem. **28**, 117—129 (1950). — COMBES, R.: La nutrition azotée de la fleur C. r. Acad. Sci. Paris **200**, 1970—1972 (1935). — La nutrition glucidique de la corolle. C. r. Acad. Sci. Paris **203**, 1282—1285 (1936). — CURTIS, O. F., and D. G. CLARK: An introduction to plant physiology, S. 657—658. New York, Toronto u. London 1950. — DAUMANN, E.: Die anbohrbaren Gewebe und rudimentären Nektarien der Blütenregion. Beih. bot. Zbl. **61**, 11—82 (1941). — ENGELBRECHT, L.: Über den Stickstoff-Stoffwechsel isolierter Organe. Die Kulturpflanze, Beih. **1**, 86—102 (1956). — ERICKSON, R. O., and D. R. GODDARD: An analysis of root growth in cellular and biochemical terms. 10th Growth Symp. Growth. **15**, Suppl. 89—116 (1951). — FITTING, H.: Die Beeinflussung der Orchideenblüten durch die Bestäubung und durch andere Umstände. Z. Bot. **1**, 1—86 (1909). — FREY-WYSSLING, A.: Das Streckungswachstum der pflanzlichen Zellen. Arch. Klaus-Stiftg, Erg.-Bd. z. **20**, 381—402 (1945). — Die submikroskopische Struktur des Cytoplasmas. In Protoplasmatologie, Handbuch der Protoplasmaforschung, S. 142ff. Wien 1955. —FREY-WYSSLING, A., and F. BLANK: Growth of protoplasm and nitrogen migration in the coleoptile of Zea Mays. Nature (Lond.) **114**, 974—975 (1940). — GESSNER, F.: Stoffwanderung in bestäubten Orchideenblüten. Biol. Zbl. **67**, 457—477 (1948). — GOUWENTAK, C. A.: Untersuchungen über den N-Stoffwechsel bei Helianthus annuus. Rec. Trav. bot. néerl. **26**, 19—96 (1929). GRANICK, S.: Chloroplast nitrogen of some higher plants. Amer. J. Bot. **25**, 561 bis 567 (1938). — GREGORY, F. G., and P. K. SEN: Physiological studies in plant nutrition. VI. The relation of respiration rate to the carbohydrate and nitrogen

metabolism of the barley leaf as determined by nitrogen and potassium deficiency. Ann. of Bot., N. S. **1**, 521—561 (1937). — HOFMEISTER, W.: Handbuch der physiologischen Botanik, Bd. I/1: Die Lehre von der Pflanzenzelle, S. 124. Leipzig 1867. IVANOW, S. Zur Physiologie der Korolle. Ber. dtsch. bot. Ges. **45**, 582—587 (1927). JOST, L.: Beiträge zur Kenntnis der nyktitropischen Bewegungen. Jb. wiss. Bot. **31**, 345—390 (1898). — Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, S. 371—372. Jena 1904. — Physiologie. In Bonner Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, 12. Aufl., S. 204. Jena 1913. — KLEIN, G., u. M. STEINER: Stickstoffbasen im Eiweißabbau höherer Pflanzen. I. Ammoniak und flüchtige Amine. Jb. wiss. Bot. **68**, 602—700 (1928). — KOPP, M.: Über das Sauerstoffbedürfnis wachsender Pflanzenzellen. Ber. schweiz. bot. Ges. **58**, 283—318 (1948). — LEPESCHKIN, W. W.: The causes of ephemery of flowers. Amer. J. Bot. **16**, 314—325 (1929). — LOEW, E., u. O. v. KIRCHNER: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd. I/3. Über Gattung Tulipa, S. 527—547. Stuttgart 1934. — METZNER, H.: Veränderungen der Blattproteine bei photoperiodischer Induktion. Planta (Berl.) **45**, 493 bis 534 (1955). — MILLER, E. C.: Plant Physiology, 2. Aufl., S. 1022. New Haven 1938. MÖBIUS, M.: Mikroskopisches Praktikum für systematische Botanik, Bd. II, S. 190. Berlin 1915. — MOHL, H. v.: Über die Saftbewegung im Innern der Zellen. Bot. Ztg **4**, 73—78, 89—94 (1846). — MORGAN, C., and W. S. REITH: The composition and quantitative relations of protein and related fractions in developping root cells. J. of exper. Bot. **5**, 119—135 (1954). — MOTHES, K.: Ein Beitrag zur Kenntnis des N-Stoffwechsels höherer Pflanzen. Planta (Berl.) **1**, 472—552 (1926). — Die Wirkung des Wassermangels auf den Eiweißumsatz in höheren Pflanzen. Ber. dtsch. bot. Ges. **46**, 59—67 (1928). — Zur Kenntnis des N-Stoffwechsels höherer Pflanzen. 3. Beitr. (unter besonderer Berücksichtigung des Blattalters und des Wasserhaushalts). Planta (Berl.) **12**, 686—731 (1931). — Die natürliche Regulation des pflanzlichen Eiweißstoffwechsels. Ber. dtsch. bot. Ges. **51**, (31)—(46) (1933). — Sauerstoffpotential und Eiweißumsatz im Laubblatt. Flora (Jena) **28**, 58—98 (1933). — MÜCKSCHITZ, G.: Zur zellphysiologischen Analyse der Blütenbewegungen. Protoplasma (Wien) **40**, 348—366 (1951). — OOTA, Y., R. FUJII and S. OSAWA: Changes in chemical constituents during the germination stage of a bean, Vigna sesquipedalis. J. of Biochem. (Tokyo) **40**, 649—661 (1953). — OOTA, Y., u. S. OSAWA: Growth and pentose nucleic acid content of bean embryo. Experientia (Basel) **9**, 96—98 (1953). — OVERBECK, F.: Beiträge zur Kenntnis der Zellstreckung (Untersuchungen am Sporogonstiel von Pellia epiphylla). Z. Bot. **27**, 129—170 (1934). — PAECH, K.: Über die Regulation des Eiweißumsatzes und über den Zustand der proteolytischen Fermente in den Pflanzen. Planta (Berl.) **24**, 78—129 (1935). — PAPEN, R. v.: Beiträge zur Kenntnis des Wachstums der Blattspreite. Bot. Archiv **37**, 159—206 (1935). — PEDERSEN, R.: Haben Temperaturschwankungen als solche einen ungünstigen Einfluß auf das Wachstum? Arb. bot. Inst. Würzburg **I/4**, 563—583 (1874). — PFEFFER, W.: Untersuchungen über Öffnen und Schließen an Blüten, S. 159—216. Leipzig 1873. — Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. I, S. 36. Leipzig 1897. — PHILLIS, E., and T. G. MASON: Further studies on transport in the cotton plant. VI. Interchange between the tissues in the corolla. Ann. of Bot. **50**, 679—697 (1936). — PRIESTLEY, G. H.: Cell growth and cell division in the shoot of the flowering plant. New Phytologist **28**, 54—81 (1929). — REID, M. E.: A study of physical and chemical changes in the growing region of primary roots of cow-pea seedlings. Amer. J. Bot. **28**, 45—51 (1941). — ROBINSON, E., u. R. BROWN: The enzyme complement of growing root cells. J. of Exper. Bot. **3**, 356—374 (1952). — Enzyme changes in relation to cell growth in excised root tissues. J. of Exper. Bot. **5**, 71—78 (1954). — SACHS, J.: Zur Keimungsgeschichte der Dattel. Bot. Ztg **20**, 241—246, 249—252 (1862). Mikrochemische Untersuchungen. Flora **45**, 289—301

u. Fortsn. (1862). — Lehrbuch der Botanik, S. 6. Leipzig 1868. — Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig 1882. — Schleiden, M. I.: Beiträge zur Phytogenesis. Müllers Archiv (1838) S. 137. — Schoch-Bodmer, H., u. P. Huber: Über die Filamentstreckung bei Secale cereale. Verh. Naturf. Ges. Basel **56**, 343—365 (1945). — Schoenheimer, R.: The dynamic state of body constituents. Cambridge 1942. — Schoenheimer, R., u. D. Rittenberg: Siehe Vickery. — Schumacher, W.: Über die Beziehungen zwischen Eiweißgehalt und Chloroplastengröße in den Blättern von Pelargonium zonale. Jb. wiss. Bot. **70**, 389—434 (1929). — Über Eiweißumsetzungen in Blütenblättern. Jb. wiss. Bot. **75**, 581—608 (1932). — Weitere Beobachtungen über das Welken ephemerer Blüten. Planta (Berl.) **42**, 42—55 (1953). — Schumacher, W., u. H. Matthaei: Über den Zusammenhang zwischen Streckungswachstum und Eiweiß-Synthese. Planta (Berl.) **45**, 213—216 (1955). — Sisakjan, N. M., E. N. Bezinger u. N. A. Gumilevskaja: Über die Veränderung der Zusammensetzung des Eiweißes der Plastiden im Laufe der Lebensfunktion des Organismus. [Russisch.] Dokl. Akad. Nauk. SSSR., N.S. **91**, 907—910 (1953). — Smirnow, A. I.: Über die biochemischen Eigentümlichkeiten des Alterns der Laubblätter. Planta (Berl.) **6**, 687—766 (1928). — Tamiya, H.: Zur Energetik des Wachstums. Beiträge zur Atmungsphysiologie der Schimmelpilze. II. Acta phytochim. (Tokyo) **6**, 265—304 (1932). — Thimann, K. V.: Studies on the physiology of cell enlargement. 10. Growth Symp. Growth. **15** Suppl., 5—22 (1951). — The physiology of growth in plant tissues. Amer. Sci. **42**, 589—606 (1954). — Venekamp, H. J.: The metabolism of amides and amino acids in etiolated seedlings of Lupinus luteus L. Acta bot. neerl. **4**, 487—550 (1955). — Vickery, H. B., G. W. Putcher, R. Schoenheimer and D. Rittenberg: The metabolism of nitrogen in the leaves of the buck wheat plant. J. of Biol. Chem. **129**, 791—792 (1939). — The assimilation of ammonia nitrogen by the tobacco plant: a preliminary study with isotopic nitrogen. J. of Biol. Chem. **135**, 531—539 (1940). — Walkley, J.: Proteinsynthesis in mature and senescent leaves of barley. New Phytologist **39**, 362—396 (1940). — Wanner, H.: Histologische und physiologische Gradienten in der Wurzelspitze. Ber. schweiz. bot. Ges. **60**, 404—412 (1950). — Went, F. A. F. C.: Wachstum und Bewegungen. In Kostytschew, Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. II, S. 279. Berlin 1931. Wirth, P.: Membranwachstum während der Zellstreckung. Ber. schweiz. Bot. Ges. **56**, 175—207 (1946).

Dr. H. Matthaei, Bonn, Botanisches Institut, Meckenheimer Allee 170

Aufnahmebedingungen

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Für die Rechtschreibung ist die „Wissenschaftliche Rechtschreibung nach JANSEN" maßgebend, mit der die Schreibung der Termini im „Handwörterbuch der Naturwissenschaften" (Jena 1931—1934) im wesentlichen übereinstimmt. Wenn nötig, wird die Angleichung durch die Herausgeber bzw. durch die Druckerei vorgenommen.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photographien. Einzelfiguren einer Abbildung sind, falls es sich um Vorlagen für Strichätzungen handelt, wenn möglich so zusammenzustellen, daß sie in *einem* Klischee bei gleicher Verkleinerung reproduziert werden können. Buchstaben u. a. sind mit Bleistift beizufügen.

Die Texte zu den Abbildungen sind auf eigenem Blatt gesammelt beizugeben.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse (höchstens 1 Seite) anzufügen, die in Deutsch oder Englisch oder Französisch abgefaßt sein kann.

Zu den Literaturverzeichnissen: Bei Zeitschriftenartikeln sollen der Titel sowie erste und letzte Seite angegeben werden. In den Titeln von Büchern aller Sprachen sollen, zur Kennzeichnung gegenüber Artikeln in Zeitschriften, Substantiva wie Adjektiva groß, dagegen in den Abkürzungen von Zeitschriftentiteln die Substantiva groß und die Adjektiva klein geschrieben werden (z. B. Cell Res., aber cell. Physiol.).

Physik · Ein Lehrbuch zum Gebrauch neben Vorlesungen

Von Dr. **Chr. Gerthsen**, Professor an der Technischen Hochschule Karlsruhe. Vierte Auflage. Mit 647 Abbildungen. XV, 545 Seiten Gr.-8°. 1956. Ganzleinen DM 29,80

Inhaltsübersicht: Einleitung. — Längen- und Zeitmessungen. — Grundlagen der Mechanik des Massenpunktes. — Energie und Impuls. — Mechanik der starren Körper. — Mechanik der deformierbaren Körper. — Allgemeine Schwingungslehre. — Wellenlehre und Akustik. — Temperatur und Wärmemenge. — Die Hauptsätze der Wärmelehre. — Stoffe in verschiedenen Aggregatzuständen. — Elektrostatik und Magnetostatik. — Stationäre Ströme und Stromquellen. — Statische und langsam veränderliche Magnetfelder und ihre Wirkungen auf Ströme und bewegte elektrische Ladungen. — Materie in Magnetfeldern. — Technische Anwendungen des Induktionsgesetzes. — Elektromagnetische Schwingungen und Wellen. — Korpuskularstrahlen und Gasentladungen. — Struktur der Atome. Radioaktivität und Kernphysik. — Geometrische Optik. — Wellenoptik. — Die Lichtstrahlung. — Atombau und Spektren. — Geometrische Elektronenoptik. — Wellenmechanik. — Wichtige physikalische Konstanten. — Verzeichnis der Tabellen. — Sachverzeichnis.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Biochemisches Taschenbuch

Herausgegeben von Dr. **H. M. Rauen,** Privatdozent an der Universität Münster i. Westf. Mit einem Geleitwort von Professor Dr. **Richard Kuhn,** Heidelberg. Mit 352 Abbildungen. XVI, 1332 Seiten 8°. 1956. Ganzleinen DM 69.—

Mitarbeiter: R. Abderhalden — H. Aebi — H. H. Baer — S. Beckmann — M. Behrens — B. Berde — K. Bernhauer — H. Bramsel — R. Bütler — H. D. Cremer — H. Debuch — H. Dengler — E. Dietzel — F. Duspiva — A. Ebert — W. Esselborn — E. Fischer — W. Friedrich — H. Fritz — P. Gedigk — W. Gesierich — W. Grab — A. Grüne — K. Hannig — H. Holzer — L. Jaenicke — R. Junk — V. Klingmüller — E. Kofrányi — S. Koller — F. Korte — I. Korte — H. Kraut — H. Lettré — F. Lindner — G. Matz — H.-G. Meyer-Brunot — L. Meyer-Schützmeister — E. Negelein — H. Netter — K.-H. Neumann — W. Otting — D. Palm — G. Pfleiderer — H. W. Raudonat — H. M. Rauen — F. Reitmayer — R. Reuber — E. Rothlin — W. Rummel — J. Rutschmann — H. Schmidt — J. Schmidt-Thomé — G. Siebert — W. Siedel — R. Signer — H. Simon — G. Snatzke — H. Sontheimer — W. Stamm — Hj. Staudinger — J. Stauff — K. Traumann — O. Trösken — H. E. Voss — A. Wacker — W. Walter — H. Weil-Malherbe — E. Werle — Fr. Weygand — W. Wirths — H. Zahn — R. K. Zahn.

Inhaltsübersicht: Abkürzungen und Nomenklaturempfehlungen. — Mathematisch-physikalische Hilfsmittel. — Stoffwerte. — Räumliche Struktur der Stoffe. — Physikalische Chemie. — Radioaktivität. — Nahrung und Ernährung. — Tierversuche. — Körper- und Zellbestandteile. — Biologische Strukturen. — Biologische Funktionen. — Für das Laboratorium. — Statistische Auswertungsmethoden. — Unfallverhütung und erste Hilfe im chemischen Laboratorium. — Nachtrag. — Sachverzeichnis.

Das Biochemische Taschenbuch wendet sich nicht nur an die Biochemiker und physiologischen Chemiker im engeren Sinne, sondern auch an die Angehörigen der angrenzenden Disziplinen, wie der experimentellen Medizin, Pharmakologie, Bakteriologie, Pharmazie, Zoologie und Botanik, d. h. aller Wissensgebiete, die sich mit der lebenden Zelle beschäftigen. Tabellen, Diagramme, Abbildungen und Texte enthalten die wichtigsten Angaben über die biochemischen Stoffe und Vorgänge. Physikalische, physikalisch-chemische und mathematisch-statistische Fragestellungen sind entsprechend ihrer besonderen Bedeutung in der modernen Biochemie berücksichtigt, und zahlreiche Zitate weisen den Zugang zu Originalliteratur oder monographischen Darstellungen.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Springer-Verlag, Berlin - Göttingen - Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg
Printed in Germany